

# HANDBÜCHER DER ABSTAMMUNGSLEHRE

UNTER MITWIRKUNG NAMHAFTER FACHMÄNNER HERAUSGEGEBEN VON

PROF. L. PLATE, JENA

I. BAND

L. PLATE

SELEKTIONSPRINZIP UND PROBLEME  
DER ARTBILDUNG

LEIPZIG UND BERLIN  
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

# SELEKTIONSPRINZIP UND PROBLEME DER ARTBILDUNG

EIN HANDBUCH DES DARWINISMUS

VON

DR. LUDWIG PLATE

PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND DIREKTOR DES PHYLETISCHEN  
MUSEUMS AN DER UNIVERSITÄT JENA

VIERTE, SEHR VERMEHRTE AUFLAGE

MIT 107 FIGUREN IM TEXT



LEIPZIG UND BERLIN  
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1913

Copyright 1913 by Wilhelm Engelmann, Leipzig.

DEM HOCHHERZIGEN FÖRDERER DES  
PHYLETISCHEN MUSEUMS IN JENA, HERRN

CAESAR SCHÖLLER  
IN ZÜRICH  
EHRENDOKTOR DER UNIVERSITÄT JENA

IN AUFRICHTIGER VEREHRUNG GEWIDMET

VOM VERFASSER



## Vorwort zur 4. Auflage.

Diese neue Auflage ist fast auf jeder Seite nach Möglichkeit verbessert worden. Sie unterscheidet sich von der dritten hauptsächlich dadurch, daß das ganze Kapitel über alternative Vererbung fortgelassen ist, weil es in dem kürzlich erschienenen zweiten Band der »Handbücher der Abstammungslehre« sehr ausführlich dargestellt ist. Auf dieses Werk<sup>1</sup> habe ich sehr häufig verwiesen (mittels der Abkürzung »Vbgsl.«), teils um Wiederholungen zu vermeiden, teils um dem Leser zum Bewußtsein zu bringen, wie sehr die moderne mendelistische Erblichkeitsforschung zahlreiche Fragen der Deszendenztheorie beeinflußt hat. Hingegen ist der Abschnitt über die Vererbung erworbener Eigenschaften in dieser Auflage viel ausführlicher behandelt worden, als in den früheren. Durch die schönen Untersuchungen von Kammerer ist dieses vielumstrittene Problem außerordentlich gefördert worden, so daß sich auch bei stärkster Skepsis<sup>2</sup> und schärfster Kritik das Vorkommen einer solchen Übertragung nicht mehr bestreiten läßt, es sei denn, daß man den Begriff einer solchen Vererbung nach dem Vorgange von Weismann willkürlich so einengt, daß er nur die Vererbung von Gebrauchswirkungen um-

---

<sup>1</sup> L. Plate, Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen für Studierende, Ärzte und Zuchter. 519 Seiten, 179 Figuren und Stammbäume, 3 farbige Tafeln. Leipzig. W. Engelmann, 1913.

<sup>2</sup> Die Versuche von Kammerer bedürfen natürlich noch der Nachprüfung und Bestätigung durch andere Forscher. Vorläufig liegt aber kein Grund vor, seine Angaben in Zweifel zu ziehen.

faßt. Obwohl ich manche Abschnitte gekürzt habe, ist der Umfang des Werkes um rund 150 Seiten gestiegen, wozu 47 neue Textabbildungen beigetragen haben. An dieser Vermehrung hat namentlich das Kapitel über die Mutationstheorie Anteil mit Rücksicht auf zahlreiche in den letzten Jahren erschienene Abhandlungen. An meiner ablehnenden Haltung gegenüber dieser Theorie habe ich nichts zu ändern brauchen, umsoweniger als die von mir vertretene Ansicht immer mehr Anhänger gewinnt, daß de Vries die Ansichten Darwins völlig verkehrt geschildert hat und daß seine Mutationen identisch sind mit den Darwischen individuellen Variationen. Möge auch diese Auflage dieselbe freundliche Aufnahme finden, wie ihre Vorgänger und immer weitere Kreise davon überzeugen, daß nur Lamarckismus und Selektionismus zusammen die Entstehung der Anpassungen und der Arten verständlich machen.

Jena, 15. Juni 1913.

L. Plate.

## Inhaltsübersicht.

Seite  
1—31

Einleitung . . . . .	1—31
Übersicht über den Darwinismus (6—11) und die verschiedenen Formen der organischen Zweckmaßigkeit (11—31).	
Einheitlichkeit der Organisation 12. Struktur- u. innere Zweckmaßigkeit 13. Äußere Zweckmaßigkeit 16. Reflexive, instinktive Zweckmaßigkeit 16. Sanative Zweckmaßigkeit 19. Funktionelle Zweckmaßigkeit 20. Arterhaltende Zweckmaßigkeit 20. Ontogenetische Zweckmaßigkeit 21. Aktive und passive Anpassungen 23—31.	
I. Kapitel. Die gegen das Selektionsprinzip erhobenen Einwände. . . . .	31—224
A. Unwesentliche Einwände.	
Erster Einwand: Die ökologistische (teleologische) Betrachtungsweise der Organismen ist verfehlt .	31—40
Die Selbsterhaltungsfähigkeit durch Anpassungen bildet den wichtigsten Unterschied zwischen belebter und toter Materie 31 bis 37. Keine Zweckmaßigkeit innerhalb der toten Körpermutter 38. Niedere und höhere Organismen 39. Zusammenfassung 40.	
Zweiter Einwand: Der Darwinismus erklärt nicht den Ursprung der Variationen . . . . .	40—49
Variabilität ist Voraussetzung der Selektion 41. Variabilität ebensowichtig wie Zuchtwahl 44. Zuchtwahl nicht nur ein negativer Faktor 45. Indifferente Artmerkmale 47. Zusammenfassung 48.	
Dritter Einwand. Kunstliche und natürliche Selektion lassen sich nicht vergleichen . . . . .	49—84
Gegensätze und Ähnlichkeiten zwischen beiden 49—53. Bedeutung der künstlichen Auslese 59. Die Methoden der künstlichen Selektion 60—64. Steigerung der Merkmale durch Isolation 64. Grenzen der Selektion 68. Grad der erzielten erblichen Konstanz 79. Künstliche Auslese rascher wirksam als natürliche 82. Zusammenfassung 83.	
Vierter Einwand: Organisationsmerkmale sind konstanter als adaptive . . . . .	84—88

Fünfter Einwand: Bei indifferenten Artunterschieden war Selektion nicht tätig . . . . .	88—89
Sechster Einwand: Es gibt komplizierte Organe, welche sprungartig entstanden sein müssen. . . . .	89—94
Siebenter Einwand: Der Kampf ums Dasein züchtet nicht Entstehung von Anpassungen bei gleichbleibenden äußerem Verhältnissen 97. Der regellose Wechsel äußerer Faktoren kann an sich nicht vervollkommen 99. Zusammenfassung 101.	95—101
Achter Einwand: Die individuellen Variationen schaffen nichts wirklich Neues . . . . .	101—108
Darwins Ansichten über Variabilität 102, 103; entstellt durch de Vries 104. Die individuellen Variationen von Darwin identisch mit den Mutationen von de Vries 107. Zusammenfassung 108.	
<b>B. Wesentliche Einwände.</b>	
Neunter Einwand: Unbedeutende Abänderungen können keine Auslese bewirken. Der Darwinismus erklärt nicht die Steigerung der noch nicht nützlichen Anfangsstadien . . . . .	109—179
Begriff des Selektionswerts 111. Schwierigkeit der Beurteilung des Nutzens 113. Kleine, aber trotzdem selektionswertige Unterschiede: in dem Bau der Organe 117—123, in der Widerstandskraft 123—127, in der Fruchtbarkeit 127—132. Hilfsprinzipien zur Erlangung des Selektionswerts 132—179.	
a) Korrelation 132—136.	
b) Funktionswechsel 136—138.	
c) Indifferente Merkmale plötzlich selektionswertig 138—141.	
d) Universell anpassungsfähige Organe 141.	
e) Gebrauchswirkungen 141—144.	
f) Orthogenese als Prinzip der gesteigerten Reizwirkung 145 bis 151.	
g) Sprungevolution: Begriff und Kennzeichen der diskontinuierlichen Variabilität 151; Verhältnis der diskont. Variabilität zur sprungartigen Evolution 156; Heterogenetiker: Kölliker 158, Emery 164, Bateson 166, Jaekel 167, Eimer 167, Nußbaum 168; Verbreitung und Charakter der Sprungvariationen 169; progressive 172, regressive 173; Bedeutung der Sprungvariationen: für das Selektionsproblem 174; für die Phylogenie 176. Zusammenfassung 177.	
Zehnter Einwand: Der Prozeß der Auslese läßt sich nicht in den Einzelheiten verfolgen . . . . .	179—194
Schwierigkeiten in der Beurteilung des Selektionswerts 180; Studien über natürliche Elimination 184; über künstliche 187; Elimination jugendlicher Variationen 191; Eliminationsunterschiede bei nahverwandten Formen 191. Zusammenfassung 193.	

Elfter Einwand: Die Selektionstheorie rechnet zu sehr mit dem Zufall . . . . .	194—224
Bedeutung des Wortes Zufall 194—197.	
Untereinwand A: Warum ist die jeweilig notige Variation in der Regel vorhanden? . . . . .	198—209
Vielseitigkeit der Variabilität 199. Derselbe Selektionswert durch verschiedene Mittel erreicht 200. Vielseitigkeit der Verbesserungsmöglichkeit 202. Erklärung der Blattschmetterlinge 203.	
Untereinwand B: Wie entsteht die harmonische Abänderung zahlreicher Elemente (Koaptationsproblem)? . . . . .	209—223
Begriff der Koaptation 210. Standpunkt der Lamarckianer 211, der Anhänger Weismanns 212—220. Wechselanpassungen 221. Zusammenfassung 222	
<b>II. Kapitel. Die Formen des Kampfes ums Dasein und der Auslese. . . . .</b>	224—274
Begriff und Umfang des Kampfes ums Dasein 224. Einteilung der natürlichen Elimination 228. Katastrophale Elimination 229—235. Personalelimination 235. Konstitutionalkampf 236—241. Interspezial- und Intervarietalkampf 242—257. Formen derselben 247. Gegnerische Ansichten 248. Intraspezialkampf 257—263. Gleichzeitigkeit der verschiedenen Kampfformen 263. Intensität derselben 265. Oberes, unteres, mittleres Eliminationsgebiet 268. Andere Klassifikationen Askenasy 270, Gulick 271, Kassowitz, Weismann u. a. 274	
<b>III. Kapitel. Die Hilfstheorien der Zuchtwahllehre . . .</b>	275—436
1. Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl und andere Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere	275—337
Begriff der primären und sekundären Geschlechtszeichen 275. Einteilung der äußeren sekundären Merkmale 277—284	
A. Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl 284—307. 1. Die Entstehung der männlichen Kampforgane 285. 2. Die Entstehung der Erregungsorgane 288. A. Bedenken gegen die Darwinsche Theorie 288—306. Ergebnis 306—307.	
B. Andere Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere 308—337. 1. Korrelationstheorie 308. Wirkungen der Kastration 309—322. Zusammenfassung 323. Cunningshams lamarckische Auffassung 324. 2. Gegensätzliche Konstitution der Geschlechter <i>Abraeus</i> - und <i>Drosophilatypus</i> der Keimzellen 325. Präponderanz des einen Geschlechts 326. Wallaces Theorie vom männlichen Kraftüberschub 329. 3. Erklärungen einiger Spezialfälle 333. Zusammenfassung 335. Tendenz zur Zwitterbildung 337	
2. Roux' Theorie vom züchtenden Kampf der Teile . . . . .	337—351
Sie sucht die inneren Zweckmäigkeiten auf trophische Reize zurückzuführen 340. Kein scharfer Gegensatz zwischen inneren	

Fünfter Einwand: Bei indifferenten Artunterschieden war Selektion nicht tätig. . . . .	88—89
Sechster Einwand: Es gibt komplizierte Organe, welche sprungartig entstanden sein müssen. . . . .	89—94
Siebenter Einwand: Der Kampf ums Dasein züchtet nicht Entstehung von Anpassungen bei gleichbleibenden äußerer Verhältnissen 97. Der regellose Wechsel äußerer Faktoren kann an sich nicht vervollkommen 99. Zusammenfassung 101.	95—101
Achter Einwand: Die individuellen Variationen schaffen nichts wirklich Neues . . . . .	101—108
Darwins Ansichten über Variabilität 102, 103; entstellt durch de Vries 104. Die individuellen Variationen von Darwin identisch mit den Mutationen von de Vries 107. Zusammenfassung 108.	

### B. Wesentliche Einwände.

Neunter Einwand: Unbedeutende Abänderungen können keine Auslese bewirken. Der Darwinismus erklärt nicht die Steigerung der noch nicht nützlichen Anfangsstadien . . . . .	109—179
---	---------

Begriff des Selektionswerts 111. Schwierigkeit der Beurteilung des Nutzens 113. Kleine, aber trotzdem selektionswertige Unterschiede: in dem Bau der Organe 117—123, in der Widerstandskraft 123—127, in der Fruchtbarkeit 127—132. Hilfsprinzipien zur Erlangung des Selektionswerts 132—179.

- a) Korrelation 132—136.
- b) Funktionswechsel 136—138.
- c) Indifferente Merkmale plötzlich selektionswertig 138—141.
- d) Universell anpassungsfähige Organe 141.
- e) Gebrauchswirkungen 141—144.
- f) Orthogenese als Prinzip der gesteigerten Reizwirkung 145 bis 151.

g) Sprungevolution: Begriff und Kennzeichen der diskontinuierlichen Variabilität 151; Verhältnis der diskont. Variabilität zur sprungartigen Evolution 156; Heterogenetiker: Kölliker 158, Emery 164, Bateson 166, Jaekel 167, Eimer 167, Nußbaum 168; Verbreitung und Charakter der Sprungvariationen 169; progressive 172, regressive 173; Bedeutung der Sprungvariationen für das Selektionsproblem 174; für die Phylogenie 176. Zusammenfassung 177.

Zehnter Einwand: Der Prozeß der Auslese läßt sich nicht in den Einzelheiten verfolgen . . . . .	179—194
---	---------

Schwierigkeiten in der Beurteilung des Selektionswerts 180; Studien über natürliche Elimination 184; über künstliche 187; Elimination jugendlicher Variationen 191; Eliminationsunterschiede bei nahverwandten Formen 191. Zusammenfassung 193.

II. Variabilität . . . . .	Seite 497—523
Übersicht der Variationen 497. Ektogenetische (mechanistische) und autogenetische (vitalistische) Anfassung 500. Orth evolution und ihre Hauptformen: Orthogenese 507, Orthoselektion 511. Die für bestimmt gerichtete Evolution sprechenden Tatsachen 513 Entwicklung einer Singular- zu einer Pluralvariation 520.	
III. Isolationsmittel. . . . .	524—549
Geographische Isolation 524. Isolation auf demselben Wohngebiet: ökologische 527, sexuelle: Sterilität entsteht nach der morphologischen Divergenz 531. Schwache der Bastarde 535 Rassegefühl 536 Sterilität aus mechanischen oder chemischen Ursachen, gleichzeitiges Entstehen von physiologischer und morphologischer Divergenz 542. Selektion vermag nicht Sterilität zu züchten 543. Zusammenfassung 544.	
V. Kapitel. Die Tragweite und die Grenzen der Darwinischen und der Lamarckschen Faktoren . . . . .	549—608
1. Dreifache Wirkung des Kampfes ums Dasein: extensive 551, konservative 552, selektive 552.	
2. Der Begriff der Anpassung und die sog. primäre Zweckmaßigkeit 554.	
3. Direkte und indirekte Anpassungen. Der Gegensatz zwischen Lamarckismus und Darwinismus . . . . .	561—574
Polytrope Anpassungen 563, funktionelle und sanative Anpassungen 564, Hemmungsphänomene und Atavismus 565, erhehte Variationsbreite 565, Anhänger der direkten Anpassung 568, Möglichkeit derselben 573	
4. Die verschiedenen Erklärungen der organischen Zweckmaßigkeit . . . . .	574—608
A. Die theologische Erklärung 575.	
B. Die vitalistische Erklärung 576—591. Vitalistische Lehrsatze 577. Formen des Vitalismus. Wolff 585, Driesch 585, Psychovitalisten 588.	
C. Die Lamarcksche Erklärung 591—600. Vieldeutigkeit des Begriffs Lamarckismus 591. Anerkennung des mechanischen, Ablehnung des vitalistischen Lamarckismus 594. Verhältnis des Funktionslamarckismus zur Selektion 596	
D. Die Darwinische Erklärung 600—608	
Schlußwort . . . . .	609—612
Literaturverzeichnis . . . . .	613—637
Autoren- und Sachregister . . . . .	638—650

und äußerem Anpassungen 342. Die trophische Reizbarkeit ist eine unerklärte Elementareigenschaft 343. Kein Intralkampf in der Ontogenie 344 und bei Neuerwerbungen 348.

3. Panmixie oder das Aufhören bzw. das Fehlen der natürlichen Zuchtwahl und die Erklärung der rudimentären Organe 351—374

A. Langsame Rudimentation 354—372. I. Neodarwinistische Erklärungen: 1. Rückbildung Reize 354. 2. Panmixie bewirkt Degeneration 358, keine Rudimentation 360. 3. Germinalselektion 364. 4. Umgekehrte Selektion 364. II. Lamarckistische Erklärungen: 1. Erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs 365. 2. Erbliche Wirkung ungünstiger Verhältnisse 367. 3. Ökonomie der Ernährung 367. Erlöschen der Vererbungskraft rudimentärer Organe 369.

B. Plötzliche Unterdrückung oder Rudimentation 373. Zusammenfassung 374.

4. Weismanns Hypothese der Germinalselektion. . . . . 374—384

5. Die Mutationstheorie von de Vries . . . . . 384—436

A. Allgemeine Erörterungen. Das Verhältnis von de Vries zu Darwin 384—393. Bewertung der Theorie 393—396. B. Spezielle Erörterungen. Die *Oenothera*-Kulturen 396—403. Die Gesetze des Mutierens 403—406. Verhalten der Oenotheren bei Kreuzungen und Zurückführung der Mutationskreuzungen auf alternative Vererbung 406—414. Verschiedene Auffassungen über die Natur der *O. lamarckiana* 414—420. Die deszendenztheoretische Bedeutung der *Oenothera*-Mutabilität 420—426. Vieldeutigkeit des Wortes Mutation 426—430. Die de Vries'sche Gliederung des Artbegriffs 431. Zusammenfassung der Kritik 432. Polyhybridismus eine Quelle neuer Arten 436.

#### IV. Kapitel. Die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl . . . . .

436—549

##### I. Das Problem der Vererbung erworbbener Eigenschaften

Begriff der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft 438—446. Nachweis einer solchen Vererbung 446—450. Vorstellbarkeit der Übertragung einer somatogenen Eigenschaft und Vererbungshypothese 450—461. Tatsachen, welche für eine solche Vererbung sprechen 461—496. A. Experimentelle Tatsachen, welche keiner andern Deutung fähig sind. Temperaturexperimente mit Insekten 461. Instinktänderungen 468. Einwirkung der Bodenfarbe 473. B. Experimente und Beobachtungen mit unsicherer Deutung 478. C. Phyletische Prozesse, welche nur im Sinne einer Vbg. erw. Eig. gedeutet werden können. Pleuronectiden 481. Rudimentäre Organe 484. D. Phyletische Prozesse, welche mit großer Wahrscheinlichkeit für eine Vbg. erw. Merkmale sprechen: Koaptationen 487, Parallelismus von Ontogenie und Phylogenie 492. Zusammenfassung und Grenzen dieser Vererbung 493.

## Einleitung.

### Übersicht über den Darwinismus und die verschiedenen Formen der organischen Zweckmäßigkeit.

Vor vier Jahren, 1909, haben die gebildeten Kreise aller Völker und Zonen Darwins hundertjährigen Geburtstag und zugleich die fünfzigjährige Wiederkehr des Erscheinens seines bedeutendsten Werkes über den »Ursprung der Arten« gefeiert. Es ist allbekannt, welchen gewaltigen Einfluß dieses Buch ausgeübt hat, wie es das Dogma von der Konstanz der Art beseitigte, die Abstammungstheorie zur allgemeinen Anerkennung brachte, eine umfangreiche Literatur auf dem Gebiete der Zoologie und Botanik hervorrief und den so fruchtbaren Gedanken der Entwicklung in viele andre Wissensgebiete, in die Sprachforschung, Anthropologie, Soziologie und in Zweige der Philosophie hineintrag. Ja, auch in die breiten Massen des Volkes sind die Lehren Darwins eingedrungen. Seine Ansichten sind popular geworden, in dem guten Sinne, daß sie weite Kreise zum Nachdenken über naturwissenschaftliche Probleme anregten, aber auch in dem schlechten, daß der »Kampf ums Dasein« zum Schlagwort, zur Phrase wurde, mit der man spielend die schwierigsten Fragen glaubte lösen zu können. So könnte es leicht scheinen, als ob der Darwinismus die höchsten Triumphe gefeiert habe, welche einer naturwissenschaftlichen Theorie überhaupt beschieden sein können, als ob Darwin in dieser Hinsicht glücklicher gewesen sei als ein Kopernikus, ein Galilei oder ein Newton. Diese Annahme wäre irrig. Wenige Theorien haben so viel Widerspruch erfahren wie die Darwinische Lehre von der natürlichen Zuchtwahl. Seit ihrem ersten Auftreten haben sich zahlreiche Forscher gegen sie ausgesprochen, und



zu erkennen, daß die Wertschätzung des Darwinismus in den letzten Jahrzehnten im Sinken begriffen war, und daß mancher Gelehrter von Ruf die Fahne im Stich ließ, welche er bis dahin hoch und in Ehren gehalten hatte; doch scheint mir diese antiselektionistische Bewegung ihren Höhepunkt bereits überschritten zu haben, weil einerseits die neuere Erblichkeitsforschung mit aller Deutlichkeit gezeigt hat, daß fast alle erblichen Variationen auf der rein zufälligen Veränderung oder Mischung der Erbsfaktoren beruhen und andererseits die entwicklungsmechanischen Experimente immer wieder beweisen, daß den Organismen unter veränderten Bedingungen keine vitalistische Tendenz innewohnt, immer zweckmäßig zu reagieren. Die folgenden Ausführungen sollen der Überzeugung Ausdruck verleihen, daß der Darwinismus kein überwundener Standpunkt ist, sondern nach wie vor helles Licht ausstrahlt auf ein sonst so gut wie unverständliches Gebiet, auf die Entstehung der so unendlich mannigfaltigen Anpassungen. Da mir aber als Referenten und Kritiker die Pflicht obliegt, möglichst unparteiisch zu sein, so sollen sie ferner dazu dienen, alle wichtigsten Gedanken, welche für oder gegen die Selektionslehre geäußert sind, zusammenzustellen und kritisch zu würdigen. Ich bin dabei nach bestem Gewissen sine ira et studio vorgegangen, aber es war selbstverständlich nicht möglich, alle gemachten Einwände zu berücksichtigen. Sehr viele entspringen ungenügenden Vorkenntnissen<sup>1</sup> und brauchen

---

<sup>1</sup> Um nur ein Beispiel hier anzuhören, so behauptet A. Pauly (1902 und 1905, S. 335), jede zweckmäßige Reaktion komme dadurch zustande, daß der Organismus sich zunächst ein «Urteil» darüber bilde, wie er in einem gegebenen Falle zu handeln habe. Wenn das Auge akkommodiert oder auf gretles Licht mit dem Pupillarreflex antwortet, oder wenn die Knochenspongiosa die Balkchen nach den Richtungen des starksten Druckes und Zuges anordnet, so sollen die betr. Zellen sich ein Urteil gebildet und auf Grund desselben zweckmäßig reagiert haben. Pauly ignoriert also einfach die Grundtatsache der Physiologie, daß die Gewebebildung und die Reflexe unwillkürlich und ohne Intelligenz verlaufen. — Ebensowenig verdient der Einwand von de Vries und Pauly Beachtung, daß die geologischen Zeiträume zu kurz gewesen seien, um den rezenten Formenreichtum durch Anhäufung kleiner Variationen erzeugen zu können, denn es ist klar, daß wir weder über die Dauer derselben noch über das Tempo der phyletischen Differenzierung uns ein nur annähernd sicheres Urteil gestatten

zwar nicht nur gewisse Theologen, Philosophen und Literaten aller Art, auf deren ohne Sachkenntnis abgegebenes Urteil die Fachleute schließlich nicht allzuviel Wert zu legen brauchen, sondern aus den Kreisen der Biologen selbst sind dieser Lehre energische Gegner erstanden, und zwar waren es zum Teil Männer, deren Namen in der Wissenschaft einen guten Klang haben, wie z. B. Bronn, Owen, Mivart, Köllicker, Nägeli, K. E. von Baer, Eimer. In dem letzten Jahrzehnt hat dieser Widerstand nicht geruht. Ich denke hier nicht an die maß- und taktlosen Ausfälle von Fleischmann (1903), Dreyer und Driesch<sup>1</sup>, denn wer eine so leidenschaftliche Sprache führt, der zeigt damit nur an, daß ihm die nötige Objektivität zur Beurteilung einer wissenschaftlichen Theorie fehlt. Ich habe vielmehr Gelehrte wie Haacke, Pfeffer, Delage, Wolff, Kassowitz, Jaekel, Eimer, Goette, Cunningham, Korschinsky, K. C. Schneider, Pauly, v. Jhering, Steinmann u. a. im Auge, welche den Darwinismus in wissenschaftlicher Form bekämpfen, mehr oder weniger unverblümt von einer »Ohnmacht« der Naturzüchtung reden und die außerordentliche Bedeutung, welche der Kampf ums Dasein als treibender, die Organismen zu immer neuen Lebensweisen zwingender Faktor und die Selektion als richtendes Prinzip der Entwicklung besitzen, leugnen oder auf ein Minimum herabsetzen und nur zugestehen, daß die Darwinschen Faktoren die Art durch Ausmerzung aller pathologischen Individuen unter Umständen auf der Höhe der Anpassung erhalten. Es ist nicht

---

<sup>1</sup> Siehe Driesch im Biolog. Zentralblatt 1896 S. 355: »Der Darwinismus gehört der Geschichte an, wie das andre Kuriosum unsres Jahrhunderts, die Hegelsche Philosophie; beide sind Variationen über das Thema: wie man eine ganze Generation an der Nase führt und nicht gerade geeignet, unser scheidendes Säkulum in den Augen späterer Geschlechter besonders zu heben.« Nicht minder taktlos drückt sich Fleischmann (1903) aus; auf S. 321 hält er es für die Pflicht jedes Naturforschers, seine Mitmenschen dringend vor der »krankhaften Verderbtheit der Modetheorie« zu warnen und behauptet (S. 366) weiter, daß der Darwinismus viele tüchtige Gelehrte »zur Unaufrichtigkeit des Denkens« geführt habe. An einer andern Stelle schreibt er, daß »Darwins Lehre die Menschen aus dem Zeitalter der Aufklärung in eine längst entschwundene Vergangenheit versetzen und sie mit Märchen und Wundern (sic!) abspeisen will«. Vgl. hierzu meine Kritik (Plate, 1903).

und über das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften kritisch zu würdigen. Dagegen habe ich in dieser 4. Auflage das Kapitel über die alternative Vererbung (Mendelismus) fortgelassen und verweise den hierfür interessierten Leser auf mein Buch »Vererbungslehre« (1913). Die Bedeutung des Selektionsprinzips läßt sich nicht abschätzen, ohne eine Berücksichtigung aller andern Momente, welche bei der Entstehung der Arten in Frage kommen können, denn ein Fortschritt ist gegenwärtig auf diesem Gebiete nicht dadurch möglich, daß man einen Gesichtspunkt bis in seine feinsten Details ausarbeitet, sondern nur durch eine objektive Würdigung und Abwägung aller Anschauungen; in der Regel liegt ihnen allen ein Körnchen Wahrheit zugrunde. So hoffe ich, keine wichtige Seite des großen Problems der Artbildung unberücksichtigt gelassen und ein brauchbares »Handbuch des Darwinismus« geschaffen zu haben. Unter Darwinismus verstehe ich stets die biologischen Anschauungen von Ch. Darwin, deren wesentliche Bestandteile bekanntlich das Selektionsprinzip und der Lamarckismus waren. Es gibt ein falsches Bild von dem englischen Meister, wenn man, wie es häufig geschieht, unter Darwinismus nur den Selektionismus versteht.

Das vorliegende Buch, welches hier in weit ausführlicherer Weise das Thema behandelt, als es in den früheren Auflagen möglich war, ist nicht geschrieben, um zu verdammnen und zu kreuzigen; es soll nicht noch mehr Öl in das leidenschaftliche Feuer der Polemik gießen, sondern es soll die feindlichen Heerlager, die sich um die Lösungsworte: »Hie Allmacht«, »Hie Ohnmacht« der Naturzüchtung scharen, eher versöhnen, die Gegensätze ausgleichen und des Altmeisters Darwins Meinung wieder zu Ehren bringen, daß die Selektion zwar nur ein Faktor neben andern in der Entwicklung der organischen Welt ist, aber ein überaus wichtiger. Ein umfangreiches Literaturverzeichnis<sup>1</sup>, sowie ein Sach- und Autorenregister, bilden den Schluß des Buches, doch bemerke ich, um Mißverständnissen vorzubeugen, daß das erstere absichtlich nicht alle mir bekannten, seit 1880 erschienenen Schriften enthält. Ich hätte es leicht um 200 Nummern vermehren können,

---

<sup>1</sup> Auf dieses verweisen die Jahreszahlen, welche im Text hinter den Namen der Autoren stehen.

deshalb nicht berücksichtigt zu werden. Eine nicht geringe Zahl von Gegnern geht ferner von der völlig irrgen Voraussetzung aus, die Selektionslehre maße sich an, die Grundeigenschaften der lebendigen Substanz (Assimilation, Wachstum, Atmung, Reizbarkeit, Gesetz der Symmetrie und der Korrelation, Variabilität, Vererbung) erklären zu können, während doch ihre einzige Aufgabe darin besteht, die Entstehung der zweckmäßigen Einrichtungen, soweit sie nicht Elementareigenschaften sind oder auf die Lamarckschen Faktoren zurückgeführt werden können, verständlich und die Divergenz der Arten begreiflich zu machen. Es ist daher ein unrichtiger Standpunkt, dem Darwinismus immer wieder zum Vorwurf zu machen, daß er die indifferenten und die schädlichen Merkmale nicht zu erklären vermag. Daß er dies nicht kann, ist selbstverständlich, da das Selektionsprinzip über den Ursprung der Variationen überhaupt nichts aussagt. Ich habe daher alle Bedenken, welche diesem Irrtum entstammen, ferner diejenigen, welche sich gegen die Deszendenzlehre im allgemeinen richten, unberücksichtigt gelassen. Dagegen schien es mir unerlässlich, zu den Hilfstheorien der Selektionslehre (Geschlechtliche Zuchtwahl, Kampf der Teile im Organismus, Panmixie, Germinalselektion und Mutationstheorie) Stellung zu nehmen, da nur so die Frage nach der Tragweite der Darwinschen Faktoren einigermaßen erschöpft werden kann. Eine Kritik der Weismannschen Anschauungen war nicht möglich ohne eine eingehende Erörterung des Einflusses der Lamarckschen Faktoren auf die Entstehung der Arten, und ebenso habe ich mich bemüht, im Kapitel über die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl die Anschauungen über orthogenetische Evolutionsrichtungen

---

können. Wir wissen nur, daß die Geologie mit sehr langen Epochen rechnet, und daß der Mensch in sehr kurzer Zeit beträchtliche Umgestaltungen an Versuchsorganismen hervorrufen kann. Aus den Erosionserscheinungen in Flußtälern und der Bildung von Salzablagerungen schätzt man das Alter der Erdkruste auf etwa 1000 Millionen Jahre und aus dem Heliumgehalt und der in einem Jahre neugebildeten Heliummenge berechnete Strutt (Proc. R. Soc. 1910) das Minimalalter von Mineralien, wobei sich ergab für Archaicum 710, Karbonzeit 150, Eozän 31, Oligozän über 8 Millionen Jahre. Für die Entwicklung der Lebewesen dürfen also rund 300 Millionen Jahre angesetzt werden.

eigenschaft beruht. Mit unendlichem Fleiß hat er aus der Literatur, durch Rücksprache mit erfahrenen Züchtern und durch eigne Versuche eine Fülle von Daten gesammelt und namentlich die Erblichkeit der Variationen aus ihrem wechselvollen Verhalten zu ergründen gesucht. Für die Abstammungslehre kommen nur die erblichen Abänderungen in Betracht. »Any variation which is not inherited is unimportant for us« (Origin. S. 9)<sup>1</sup>. Unter den erblichen Variationen unterscheidet er zwei Gruppen, die »bestimmt« (»definite variations«) und die »unbestimmten, individuellen, spontanen oder fluktuierenden« (»indefinite, individual, spontaneous, fluctuating variations«). Die ersten liegen dann vor, wenn alle Individuen durch die äußeren Umstände in gleicher Weise verändert werden; sie entsprechen also der lamarckistischen Auffassung. Die unbestimmten Variationen zeichnen sich dagegen dadurch aus, daß sie bei den verschiedenen, denselben Bedingungen ausgesetzten Individuen verschieden ausfallen, bei dem einen Exemplar nach dieser, bei dem andern nach jener Richtung; bei dem einen als erhebliche, bei dem andern als geringfügige Abweichung. So erklären sich leicht die verschiedenen von Darwin gebrauchten Ausdrücke, denn die Variabilität ist in diesem Falle »unbestimmt«, weil sie keine bestimmte Richtung festhält; sie ist »individuell«, weil sie von Individuum zu Individuum wechselt; sie ist »fluktuierend«, weil sie die verschiedensten Grade derselben Abänderung erkennen läßt, und sie ist »spontan«, weil über ihren Ursprung nichts Sichereres zu ermitteln ist. Immer handelt es sich aber dabei um Variationen, deren Erblichkeit erwiesen ist oder wenigstens angenommen wird. Da Darwins Ansichten über die Variabilität vielfach ganz unrichtig wiedergegeben werden, namentlich von de Vries und seinen Anhängern, so lasse ich hier noch drei Zitate folgen. In dem zweiten Kapitel des »Origin«, welches »Variation under Nature« behandelt, spricht er ausführlich von der individuellen Variabilität und sagt S. 31: »These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited<sup>1</sup>, as must be familiar to every one«. Der

<sup>1</sup> Dieser Satz beweist, daß de Vries und Lotsy sehr im Irrtum sind mit ihrer Behauptung, daß Darwin die nichterblichen Variationen nicht gekannt habe.

wenn ich viele Arbeiten, namentlich Vorträge und kompendienartige Zusammenstellungen, welche aber hinsichtlich der Selektionslehre nichts Neues bringen, hätte aufnehmen wollen. Ich halte es aber für richtiger, daß die Aufmerksamkeit der Fachgenossen nicht immer wieder auf bedeutungslose Schriften hingelenkt wird.

---

Für diejenigen Leser, welche sich mit unserm Gegenstande noch nicht beschäftigt haben, gebe ich zunächst eine kurze

## Übersicht über den Darwinismus.

Darwins Verdienst um die Abstammungslehre ist dreifacher Art. Zunächst verhalf er der von Lamarck (1809) zuerst scharf und klar formulierten Abstammungslehre zum endgültigen Siege, indem er in seinem Buche »Ursprung der Arten« (1859) ein sehr großes Material von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, der Embryologie, der Tiergeographie und der Züchtungskunde der Kulturformen zusammenstellte, welches nur zu verstehen ist, wenn die komplizierter gebauten Organismen von den einfacheren abstammen. Hierbei lehnte er sich an Lamarck auch insofern an, als er drei Grundanschauungen von ihm übernahm, nämlich daß erstens die Veränderungen der Lebewesen zum großen Teil auf der direkten Einwirkung der Außenwelt beruhen, daß zweitens Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe fördernd oder hemmend die Weiterentwicklung beeinflussen, und daß drittens die Erblichkeit solcher Gebrauchswirkungen anzunehmen ist. Diese Sätze bilden den wichtigsten Bestandteil des »Lamarckismus«, an dem auch Darwin sein ganzes Leben festgehalten hat. In einem seiner späteren Hauptwerke, dem »Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation«, hat er den schwierigsten Punkt dieser Lehre, die Übertragung der körperlichen Abänderungen auf die in den Geschlechtsorganen liegenden Keimzellen, durch die »Pangenesis-theorie« verständlich zu machen gesucht.

Darwins zweites Verdienst besteht in seinen umfassenden Untersuchungen über die Variabilität, indem er klar erkannte, daß jede stammesgeschichtliche Entwicklung auf dieser Grund-

der Natur herrschenden (nichtpsychischen) Kräften unter Verzicht auf jedes metaphysische, mit bewußter Intelligenz wirkende Prinzip zu erklären. Sein Gedankengang ist ebenso genial wie einfach und überzeugend. Er ging aus von der Wirkung der »kunstlichen Zuchtwahl«, welche der Landwirt und Gärtner anwendet, um seine Rassen zu verbessern, indem er nur diejenigen Individuen zur Fortpflanzung kommen läßt, welche seinen Absichten am meisten entsprechen. Ganz ähnlich arbeitet die Natur. Auch sie erzeugt nicht nur Zweckmäßiges, sondern daneben viel Indifferentes oder gar Schädliches. Da jeder Organismus unter wechselnden äußeren Bedingungen lebt und viel mehr Nachkommen erzeugt, als bestehen können, so resultiert aus den Schwankungen der unbelebten Natur und aus dem Geburtenüberschuß der »Kampf ums Dasein«, die Konkurrenz der Artgenossen und verschiedener Arten um Nahrung, Licht, Luft, Wohngelegenheit und andre Lebensgüter. In diesem Kampfe siegen die bestorganisierten Individuen, d. h. diejenigen, welche für die jeweiligen Existenzverhältnisse am passendsten eingerichtet sind. Die Natur arbeitet mit einer kolossalnen Verschwendung von Keimen und Individuen, die unter sich ungleich sind, und nur die besten unter ihnen bleiben erhalten, die übrigen gehen zugrunde. Dieses Prinzip der Auslese nannte Darwin »natural selection«, natürliche Zuchtwahl. Man hat nicht ohne Grund gesagt, es bezeichne eine Selbstverständlichkeit, nämlich den Fortbestand der Existenzfähigen und den Untergang der Unfähigen. Dieser Gedanke ist sicherlich uralt. Nach Aristoteles soll schon Empedokles den Satz aufgestellt haben, daß alle Organismen zugrunde gehen, welche nicht für ihre Lebensbedingungen passen. Aber erst Darwin erkannte, daß hierin und in den Tatsachen der Variabilität und des Geburtenüberschusses der mechanische Zwang zu einer allmählichen Höherentwicklung der Lebewelt enthalten ist. Die folgenden Kapitel werden die außerordentliche Tragweite dieser Erkenntnis schildern und zugleich zeigen, wie schwer oder gar unmöglich es vielen Naturforschern geworden ist, sie anzunehmen.

---

Zweckmäßigkeit im weiteren Sinne zerfällt dann in eine natürliche oder naturgesetzliche und in eine vorbedachte, teleologische, übernatürliche.

Gegensatz zwischen bestimmter und unbestimmter Variabilität geht klar hervor aus folgendem Satze (S. 99): »The direct action of changed conditions leads to definite or indefinite results. In the latter case organisation seems to become plastic and we have much fluctuating variability. In the former case the nature of the organism is such that it yields readily, when subjected to certain conditions, and all, or nearly all the individuals become modified in the same way.« Ebenso sagt er (Var. II, S. 400) in der Zusammenfassung der Gesetze der Variation: »Im 23. Kapitel haben wir gesehen, daß veränderte Bedingungen gelegentlich in einer bestimmten Weise auf die Organisation einwirken, so daß alle oder nahezu alle in gleicher Weise ausgesetzten Individuen in derselben Weise modifiziert werden. Aber ein viel häufigeres Resultat veränderter Bedingungen, mögen sie direkt auf die Organisation oder indirekt dadurch einwirken, daß das reproduktive System affiziert wird, ist unbestimmte oder fluktuierende Variabilität.« Dieser letzte Satz zeigt auch deutlich, daß Darwin die deszendenztheoretische Bedeutung beider Kategorien von Variationen ungleich einschätzte: die Hauptrolle bei der Artbildung spielen nach ihm die unbestimmten, individuellen Variationen, während die direkten mehr »gelegentlich« auftreten. Darin liegt ein Gegensatz und ein Fortschritt gegenüber Lamarck, welcher nie mit der Tatsache gerechnet hat, daß dieselben Reize der Außenwelt auf verschiedene Individuen sehr verschieden einzuwirken pflegen; die Towerschen Versuche an Kartoffelkäfern (*Leptinotarsa*) zeigen sogar, daß dasselbe Weibchen nach Temperaturreizen Eier ablegt, aus denen mehrere, voneinander stark differierende Variationen hervorgehen können. Weitere Bemerkungen nach dieser Richtung folgen bei Besprechung von Einwand VII und im Schlußkapitel.

Darwins drittes und größtes Verdienst besteht in seinem Versuche, die organische Zweckmäßigkeit<sup>1</sup> aus den in

---

<sup>1</sup> Ich bezeichne die Anpassungen in diesem Buche als »zweckmäßig«, weil diese Ausdrucksweise sich einmal eingebürgert hat; richtiger wäre es, sie »nützlich« oder »lebensfördernd«, »lebenerhaltend« zu nennen, denn von einem Zweck kann man streng genommen nur reden, wenn eine bewußte Absicht, ein Wille, also ein psychischer Faktor zugrunde liegt. Die

Fortpflanzung gelangen, gesondert werden von andern, welche dieses Ziel nicht erreichen, weil ihnen bestimmte Eigenschaften fehlen. Selektion ist mehr als Auslese und wird im Deutschen am besten mit »Zuchtwahl« übersetzt, denn in letzterem Worte kommt die Beziehung zur Fortpflanzung zum Ausdruck. Aus obiger Definition folgt, daß eine Selektion nur eintreten kann, wenn Variationen vorhanden sind. Unter den Variationen gibt es zwei Hauptkategorien: erbliche (Mutationen) und nichterbliche (Somationen). Weiter folgt aus der Definition, daß eine Selektion von Somationen eine Rasse nicht dauernd verändern kann, weil letztere nicht auf die Nachkommen übergehen. Die Selektionstheorie rechnet daher ausschließlich mit einer Zuchtwahl von Mutationen, denn bloß auf diesem Wege kann eine Rasse dauernd umgestaltet werden. Eine Selektion kann in doppelter Weise ausgeübt werden, entweder indem man die besten Mutationen auswählt (= Elektion oder positive Selektion) und die übrigen Individuen dem Tode überliefert, oder indem man die schlecht veranlagten Individuen abtötet (= Elimination oder negative Selektion) und dadurch den Rest allein zur Vermehrung kommen läßt. Beide Wege führen zu demselben Ziel. Die künstliche Zuchtwahl des Menschen arbeitet meist mit Elektion, während die natürliche sich ganz überwiegend der Elimination bedient.

---

Darwins größtes Verdienst besteht, wie schon oben betont wurde, darin, die Entstehung der organischen Zweckmaßigkeit aus den natürlichen Faktoren verständlich gemacht zu haben. Sie entsteht mechanisch und naturgesetzlich aus der Wechselwirkung zwischen den natürlichen Verhältnissen und den Lebewesen. Um dieses Verdienst würdigen zu können, wollen wir uns einleitungsweise mit den

verschiedenen Formen der Anpassungen  
beschäftigen.

Wie die Organismen in unendlicher Fülle und Mannigfaltigkeit die Erde bevölkern, so ist auch die Zahl der ihnen innewohnenden nützlichen Einrichtungen und Eigenschaften schier unermeßlich, und

Endlich hat Darwin den Gedanken der Auslese auch benutzt, um die sexuellen Unterschiede zu erklären und in seinem dritten Hauptwerk »Die Abstammung des Menschen und Selektion in Beziehung auf das Geschlecht« die Theorie aufgestellt, daß einerseits die Waffen und Verteidigungsorgane vieler Männchen darauf beruhen, daß die männlichen Tiere untereinander um den Besitz der Weibchen kämpfen, und daß anderseits die Weibchen solche Männchen am leichtesten zu lassen, welche sie durch auffallende Farben, Töne oder Gerüche am stärksten erregen.

Die folgenden Abschnitte dieses Buches werden nun ausführlich untersuchen, welche Erweiterung und Veränderung die Darwinschen Gedanken erfahren und aus welchen Gründen sie sich noch keineswegs zu allgemeiner Anerkennung durchgerungen haben. Da der Darwinismus aus zwei Elementen sich zusammensetzt, dem Lamarckismus und dem Selektionismus, so herrschen unter den Biologen gegenwärtig zwei Hauptströmungen: die strengen Lamarckisten verwerfen die natürliche Auslese ganz oder schreiben ihr für die Entstehung der Arten nur eine untergeordnete Rolle zu, während anderseits die Anhänger von Galton, Wallace und Weismann (die sog. »Neodarwinisten«) den Lamarckschen Bestandteil des Darwinismus, die Vererbung der am Körper (Soma) durch Gebrauch oder Lebensweise erworbenen (somatogenen) Abänderungen, ablehnen und nur mit Variationen der Vererbungssubstanz (blastogenen Abänderungen) rechnen. Meine eigne Meinung geht dahin, daß der Darwinismus in seiner ursprünglichen Form auch jetzt noch völlig zu Recht besteht, und es ist der Hauptzweck dieses Buches, vor jeder einseitigen Naturauffassung zu warnen und sowohl dem Selektionsprinzip wie dem berechtigten<sup>1</sup> Teile der Lamarckschen Ideen zu voller Anerkennung zu verhelfen.

---

Zunächst aber seien einige für die Untersuchung wichtige Begriffe hier erklärt. Ich definiere: Selektion ist ein Vorgang, durch den solche Individuen, welche auf Grund ihrer Eigenschaften zur

---

<sup>1</sup> Unberechtigt sind gewisse vitalistische Gedanken von Lamarck, welche im Schlußkapitel zurückgewiesen werden sollen.

Fortpflanzung gelangen, gesondert werden von andern, welche dieses Ziel nicht erreichen, weil ihnen bestimmte Eigenschaften fehlen. Selektion ist mehr als Auslese und wird im Deutschen am besten mit »Zuchtwahl« übersetzt, denn in letzterem Worte kommt die Beziehung zur Fortpflanzung zum Ausdruck. Aus obiger Definition folgt, daß eine Selektion nur eintreten kann, wenn Variationen vorhanden sind. Unter den Variationen gibt es zwei Hauptkategorien: erbliche (**Mutationen**) und nichterbliche (**Somationen**). Weiter folgt aus der Definition, daß eine Selektion von Somationen eine Rasse nicht dauernd verändern kann, weil letztere nicht auf die Nachkommen übergehen. Die Selektionstheorie rechnet daher ausschließlich mit einer Zuchtwahl von Mutationen, denn bloß auf diesem Wege kann eine Rasse dauernd umgestaltet werden. Eine Selektion kann in doppelter Weise ausgeübt werden, entweder indem man die besten Mutationen auswählt (= Elektion oder positive Selektion) und die übrigen Individuen dem Tode überliefert, oder indem man die schlecht veranlagten Individuen abtötet (= Elimination oder negative Selektion) und dadurch den Rest allein zur Vermehrung kommen läßt. Beide Wege führen zu demselben Ziel. Die künstliche Zuchtwahl des Menschen arbeitet meist mit Elektion, während die natürliche sich ganz überwiegend der Elimination bedient.

---

Darwins größtes Verdienst besteht, wie schon oben betont wurde, darin, die Entstehung der organischen Zweckmaßigkeit aus den natürlichen Faktoren verständlich gemacht zu haben. Sie entsteht mechanisch und naturgesetzlich aus der Wechselwirkung zwischen den natürlichen Verhältnissen und den Lebewesen. Um dieses Verdienst würdigen zu können, wollen wir uns einleitungsweise mit den

#### verschiedenen Formen der Anpassungen beschäftigen.

Wie die Organismen in unendlicher Fülle und Mannigfaltigkeit die Erde bevölkern, so ist auch die Zahl der ihnen innewohnenden nützlichen Einrichtungen und Eigenschaften schier unermeßlich, und

Endlich hat Darwin den Gedanken der Auslese auch benutzt, um die sexuellen Unterschiede zu erklären und in seinem dritten Hauptwerk »Die Abstammung des Menschen und Selektion in Beziehung auf das Geschlecht« die Theorie aufgestellt, daß einerseits die Waffen und Verteidigungsorgane vieler Männchen darauf beruhen, daß die männlichen Tiere untereinander um den Besitz der Weibchen kämpfen, und daß anderseits die Weibchen solche Männchen am leichtesten zulassen, welche sie durch auffallende Farben, Töne oder Gerüche am stärksten erregen.

Die folgenden Abschnitte dieses Buches werden nun ausführlich untersuchen, welche Erweiterung und Veränderung die Darwinschen Gedanken erfahren und aus welchen Gründen sie sich noch keineswegs zu allgemeiner Anerkenntung durchgerungen haben. Da der Darwinismus aus zwei Elementen sich zusammensetzt, dem Lamarckismus und dem Selektionismus, so herrschen unter den Biologen gegenwärtig zwei Hauptströmungen: die strengen Lamarckisten verwerfen die natürliche Auslese ganz oder schreiben ihr für die Entstehung der Arten nur eine untergeordnete Rolle zu, während anderseits die Anhänger von Galton, Wallace und Weismann (die sog. »Neodarwinisten«) den Lamarckschen Bestandteil des Darwinismus, die Vererbung der am Körper (Soma) durch Gebrauch oder Lebensweise erworbenen (somatogenen) Abänderungen, ablehnen und nur mit Variationen der Vererbungssubstanz (blastogenen Abänderungen) rechnen. Meine eigne Meinung geht dahin, daß der Darwinismus in seiner ursprünglichen Form auch jetzt noch völlig zu Recht besteht, und es ist der Hauptzweck dieses Buches, vor jeder einseitigen Naturauffassung zu warnen und sowohl dem Selektionsprinzip wie dem berechtigten<sup>1</sup> Teile der Lamarckschen Ideen zu voller Anerkennung zu verhelfen.

---

Zunächst aber seien einige für die Untersuchung wichtige Begriffe hier erklärt. Ich definiere: Selektion ist ein Vorgang, durch den solche Individuen, welche auf Grund ihrer Eigenschaften zur

---

<sup>1</sup> Unberechtigt sind gewisse vitalistische Gedanken von Lamarck, welche im Schlußkapitel zurückgewiesen werden sollen.

Fortpflanzung gelangen, gesondert werden von andern, welche dieses Ziel nicht erreichen, weil ihnen bestimmte Eigenschaften fehlen. Selektion ist mehr als Auslese und wird im Deutschen am besten mit »Zuchtwahl« übersetzt, denn in letzterem Worte kommt die Beziehung zur Fortpflanzung zum Ausdruck. Aus obiger Definition folgt, daß eine Selektion nur eintreten kann, wenn Variationen vorhanden sind. Unter den Variationen gibt es zwei Hauptkategorien: erbliche (**Mutationen**) und nichterbliche (**Somationen**). Weiter folgt aus der Definition, daß eine Selektion von Somationen eine Rasse nicht dauernd verändern kann, weil letztere nicht auf die Nachkommen übergehen. Die **Selektionstheorie** rechnet daher ausschließlich mit einer Zuchtwahl von Mutationen, denn bloß auf diesem Wege kann eine Rasse dauernd umgestaltet werden. Eine Selektion kann in doppelter Weise ausgeübt werden, entweder indem man die besten Mutationen auswählt (= **Elektion** oder **positive Selektion**) und die übrigen Individuen dem Tode überliefert, oder indem man die schlecht veranlagten Individuen abtötet (= **Elimination** oder **negative Selektion**) und dadurch den Rest allein zur Vermehrung kommen läßt. Beide Wege führen zu demselben Ziel. Die künstliche Zuchtwahl des Menschen arbeitet meist mit Elektion, während die natürliche sich ganz überwiegend der Elimination bedient.

---

Darwins größtes Verdienst besteht, wie schon oben betont wurde, darin, die Entstehung der organischen Zweckmaßigkeit aus den natürlichen Faktoren verständlich gemacht zu haben. Sie entsteht mechanisch und naturgesetzlich aus der Wechselwirkung zwischen den natürlichen Verhältnissen und den Lebewesen. Um dieses Verdienst würdigen zu können, wollen wir uns einleitungsweise mit den

**verschiedenen Formen der Anpassungen**  
beschäftigen.

Wie die Organismen in unendlicher Fülle und Mannigfaltigkeit die Erde bevölkern, so ist auch die Zahl der ihnen innewohnenden nützlichen Einrichtungen und Eigenschaften schier unermeßlich, und

Endlich hat Darwin den Gedanken der Auslese auch benutzt, um die sexuellen Unterschiede zu erklären und in seinem dritten Hauptwerk »Die Abstammung des Menschen und Selektion in Beziehung auf das Geschlecht« die Theorie aufgestellt, daß einerseits die Waffen und Verteidigungsorgane vieler Männchen darauf beruhen, daß die männlichen Tiere untereinander um den Besitz der Weibchen kämpfen, und daß anderseits die Weibchen solche Männchen am leichtesten zu lassen, welche sie durch auffallende Farben, Töne oder Gerüche am stärksten erregen.

Die folgenden Abschnitte dieses Buches werden nun ausführlich untersuchen, welche Erweiterung und Veränderung die Darwinschen Gedanken erfahren und aus welchen Gründen sie sich noch keineswegs zu allgemeiner Anerkennung durchgerungen haben. Da der Darwinismus aus zwei Elementen sich zusammensetzt, dem Lamarckismus und dem Selektionismus, so herrschen unter den Biologen gegenwärtig zwei Hauptströmungen: die strengen Lamarckisten verwerfen die natürliche Auslese ganz oder schreiben ihr für die Entstehung der Arten nur eine untergeordnete Rolle zu, während anderseits die Anhänger von Galton, Wallace und Weismann (die sog. »Neodarwinisten«) den Lamarckschen Bestandteil des Darwinismus, die Vererbung der am Körper (Soma) durch Gebrauch oder Lebensweise erworbenen (somatogenen) Abänderungen, ablehnen und nur mit Variationen der Vererbungssubstanz (blastogenen Abänderungen) rechnen. Meine eigne Meinung geht dahin, daß der Darwinismus in seiner ursprünglichen Form auch jetzt noch völlig zu Recht besteht, und es ist der Hauptzweck dieses Buches, vor jeder einseitigen Naturauffassung zu warnen und sowohl dem Selektionsprinzip wie dem berechtigten<sup>1</sup> Teile der Lamarckschen Ideen zu voller Anerkennung zu verhelfen.

---

Zunächst aber seien einige für die Untersuchung wichtige Begriffe hier erklärt. Ich definiere: Selektion ist ein Vorgang, durch den solche Individuen, welche auf Grund ihrer Eigenschaften zur

<sup>1</sup> Unberechtigt sind gewisse vitalistische Gedanken von Lamarck, welche im Schlußkapitel zurückgewiesen werden sollen.

Fortpflanzung gelangen, gesondert werden von andern, welche dieses Ziel nicht erreichen, weil ihnen bestimmte Eigenschaften fehlen. Selektion ist mehr als Auslese und wird im Deutschen am besten mit »Zuchtwahl« übersetzt, denn in letzterem Worte kommt die Beziehung zur Fortpflanzung zum Ausdruck. Aus obiger Definition folgt, daß eine Selektion nur eintreten kann, wenn Variationen vorhanden sind. Unter den Variationen gibt es zwei Hauptkategorien: erbliche (Mutationen) und nichterbliche (Somationen). Weiter folgt aus der Definition, daß eine Selektion von Somationen eine Rasse nicht dauernd verändern kann, weil letztere nicht auf die Nachkommen übergehen. Die Selektionstheorie rechnet daher ausschließlich mit einer Zuchtwahl von Mutationen, denn bloß auf diesem Wege kann eine Rasse dauernd umgestaltet werden. Eine Selektion kann in doppelter Weise ausgeübt werden, entweder indem man die besten Mutationen auswählt (= Elektion oder positive Selektion) und die übrigen Individuen dem Tode überliefert, oder indem man die schlecht veranlagten Individuen abtötet (= Elimination oder negative Selektion) und dadurch den Rest allein zur Vermehrung kommen läßt. Beide Wege führen zu demselben Ziel. Die künstliche Zuchtwahl des Menschen arbeitet meist mit Elektion, während die natürliche sich ganz überwiegend der Elimination bedient.

---

Darwins größtes Verdienst besteht, wie schon oben betont wurde, darin, die Entstehung der organischen Zweckmäßigkeit aus den natürlichen Faktoren verständlich gemacht zu haben. Sie entsteht mechanisch und naturgesetzlich aus der Wechselwirkung zwischen den natürlichen Verhältnissen und den Lebewesen. Um dieses Verdienst würdigen zu können, wollen wir uns einleitungsweise mit den

#### verschiedenen Formen der Anpassungen beschäftigen.

Wie die Organismen in unendlicher Fülle und Mannigfaltigkeit die Erde bevölkern, so ist auch die Zahl der ihnen innenwohnenden nützlichen Einrichtungen und Eigenschaften schier unermeßlich, und

diese Wunderwelt der »Anpassungen« hält wie mit Zauber gewalt das Interessé des Biologen gefesselt, der nicht müde wird, die auffallende Harmonie zwischen den Bedürfnissen und den Leistungen der Organismen und ihrer Umgebung festzustellen. Wegen dieser Überfülle spricht man meist nur dann von »Anpassungen«, wenn die Zweckmäßigkeit besonders sinnfällig ist, oder wenn sie bis dahin als solche nicht erkannt wurde, wobei aber selbstverständlich zugegeben wird, daß der normale Gang aller Lebensäußerungen ebenfalls zweckmäßig, d. h. lebenerhaltend, verläuft. Sehen wir ab von den elementaren Eigenschaften des Protoplasmas (Assimilation, Sensibilität, Fortpflanzung u. dgl.) und den höheren psychischen Qualitäten (Empfindung, Denken; Wollen), so lassen sich die zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen in eine Anzahl mehr oder weniger scharf gesonderter Kategorien gliedern. Wer einerseits die Schwierigkeit des Problems, anderseits die Tragweite des Selektionsprinzips klar erkennen will, muß sich stets der außerordentlichen Verbreitung und Verschiedenartigkeit der Anpassungserscheinungen bewußt bleiben; was ihm durch die folgende Übersicht erleichtert werden soll. Diejenigen Leser, welche sich mehr für botanische Beispiele interessieren, seien auf Lotsys gediegene Arbeit (1906, S. 55 ff.) verwiesen. Ich unterscheide 8 Hauptformen der organischen Zweckmäßigkeit.

I. Einheitlichkeit der individuellen Organisation oder korrelative Zweckmäßigkeit. Erstens besitzt jedes Lebewesen eine gesetzmäßige Gruppierung differenter Teile (Organisation), welche zur Erhaltung des Lebens harmonisch zusammenwirken und eine physiologische Einheit darstellen. Alle Organe sind aufeinander abgestimmt, es waltet unter ihnen eine zweckmäßige morphologische und physiologische Korrelation, eine gegenseitige Beeinflussung, der zufolge das Wachstum sich harmonisch vollzieht und jeder normale Teil aus dem Blute nur diejenigen und nur so viele Stoffe entnimmt, als für ihn bestimmt sind. Die Niere z. B. reißt diejenigen stickstoffhaltigen Verbindungen an sich, welche andre Organe abgeschieden haben, und befördert sie nach außen. Das Blut des gesunden Menschen hat einen gewissen Gehalt an Zucker nötig, und zwar nach Bunge bis zu 10 g. Dieser Betrag erhält sich konstant, auch wenn in kurzer Zeit mehrere

hundert Gramm aus dem Darm in das Blut gelangen, weil der Überschuß unter dem Einflusse des Pankreas in der Leber und in der Muskulatur teils als Glykogen, teils als Fett aufgespeichert wird. Sind auch diese Organe übersättigt, so scheidet die Niere den überschüssigen Zucker wieder aus. Ist zu wenig Zucker im Blute vorhanden, so wird umgekehrt das Glykogen der Leber und der Muskeln in Zucker verwandelt, und schließlich kann auch das Fett sich ebenso verhalten. Die Leber kontrolliert und erhält also den richtigen Zuckerbestand im Blute, und zwar, wie es scheint, ohne Einfluß des Nervensystems. Die Warmblüter erhalten ihre Körpertemperatur auf der gleichen Höhe trotz der äußeren Wärmeschwankungen. Bei den höchststehenden Tieren, den Wirbeltieren, erreicht die Korrelation den höchsten Grad, indem alle Organe in ihren wichtigsten Leistungen abhängig sind vom zentralen Nervensystem und durch dieses einheitlich verbunden und beherrscht werden. Einige Organe (Schilddrüse, Pankreas, Ovar, Hoden u. a.) geben Stoffe an das Blut ab, durch welche ganz andre Körperteile zum Wachstum angeregt werden; so erklärt sich die Vergrößerung der Milchdrüse zur Zeit der Schwangerschaft. Auch in der Form und Lage beeinflussen sich benachbarte Organe gegenseitig so, daß sie sich nicht behindern, sondern jedes seine Funktion zu vollziehen vermag; die Lunge eines Schafes würde trotz großer morphologischer Ähnlichkeit nicht in den Thorax einer Ziege hineinpassen. Wachsen in einem Körperteil die Knochen zu besonderer Länge heran, so vergrößern sich in der Regel auch die zugehörigen Muskeln, Blutgefäße und Nerven in entsprechender Weise. Wenn umgekehrt ein Knochenbruch unter Verkürzung heilt, so verkürzen sich auch seine Muskeln, so daß die normale Funktion wieder hergestellt wird. Eine solche Zweckmäßigkeit im Zusammenarbeiten und in der Wechselwirkung der Teile kommt bekanntlich auch einer Maschine zu.

**II. Struktur- oder innere Zweckmäßigkeit.** Jedes Organ besitzt einen zweckmäßigen Bau, der es zu bestimmten Leistungen befähigt und der häufig auch bei pathologischen Veränderungen beobachtet wird. Beispiele: Die Anordnung der Elemente in den Sinnesorganen; die Verteilung der Knochenbalken in den langen Knochen nach den Rich-

tungen des stärksten Druckes und Zuges (Fig. 1); der lamellöse Bau der Innenfläche vieler Hufe (Fig. 2), um eine feste Verbindung mit der Haut zu ermöglichen; die Anordnung der Muskeln in dem Saugfuß vieler Gastropoden der Brandungszone (Fig. 3); die Spiralstreifen

in den Tracheen, um sie elastisch zu machen (Fig. 4), so daß sie aufspringen und frische Luft einsaugen, wenn der Blutdruck nachläßt; die Schutzhäärchen an den Stigmen, um das Eindringen von Schmutz zu verhüten; die Chalazae im Vogelei (Fig. 5, *Ch*), um den Embryo in der Schwebe zu halten; die Häckchen an den Seitenästen zweiter Ordnung der Vogelfeder, um sie luftdicht zu machen; der Beugemechanismus im Vogelfuß, dessen Krallen beim Aufbüumen durch das Körpergewicht und nicht durch besondere Muskeln zusammengekrümmt werden; die ähnliche Einrichtung am Flügel, bei dem das Ausstrecken bzw. das

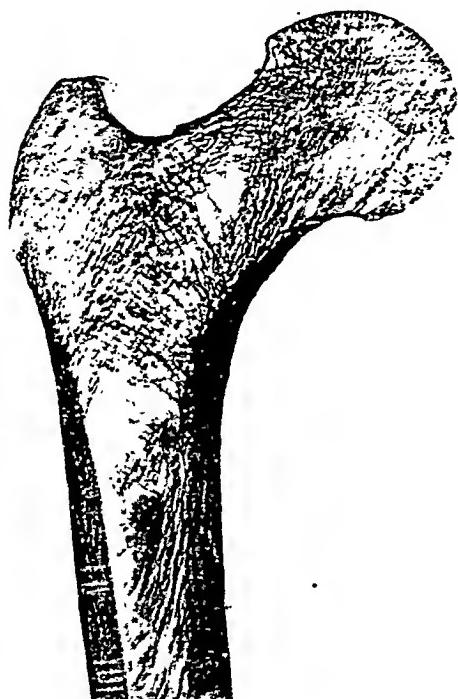


Fig. 1. Frontalschnitt durch die Mitte eines Oberschenkels vom Erwachsenen. Nach Bernhardt.  
Halbe natürliche Größe.

Einziehen des Unterarms eine entsprechende Bewegung der Hand bewirkt; Klappen im Herz der Wirbeltiere, in den Wassergefäßen der Cestoden u. dgl.; Häutungshaare bei Krebsen, Reptilien; Leukozyten als Schutzmittel und zur Histolyse; der Mechanismus der indirekten Kernteilung, um eine bestimmte Verteilung der Erbanlagen zu ermöglichen; der komplizierte Bau mancher Spermatozoen (Amphibien), um das Eindringen in die Eier zu erleichtern; Nesselzellen und viele andre Zellen mit spezialisierter Leistung, namentlich Sinnes-

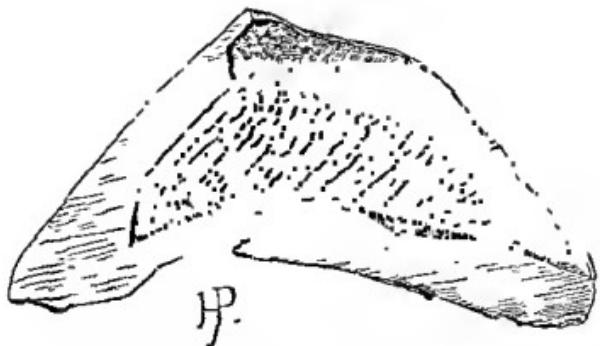


Fig. 2. Eselhuf, naturl. Größe, von innen gesehen, um die Hornlamellen zu zeigen. (Original.)



Fig. 3. Querschnitt durch den Saugfuß einer Käferschnecke (*Euoplochiton nitiger*). Durch Kontraktion der Hauptmuskelzüge entsteht ein luftverdunnter Raum; *sin. lat.* und *sin. med.* seitlicher und mittlerer Blutsinus; *n. ped.* Fußnerv; *rl'* ant. Niereausblauche. (Nach Plate.)

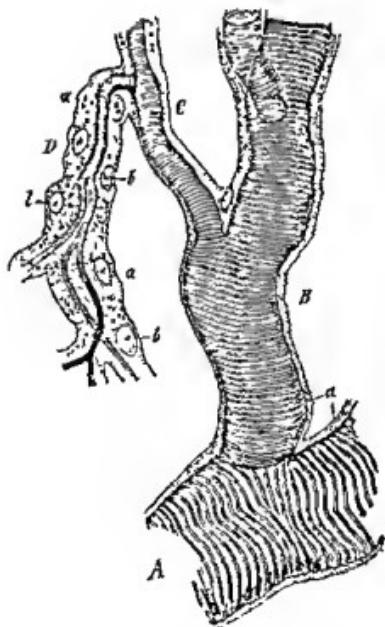


Fig. 4. Stück einer Trachee aus einer Raupe. *A* Hauptstamm; *B, C, D* Seitenäste; *a* Epithel; *b* Kerne. (Nach Gegenbaur.)

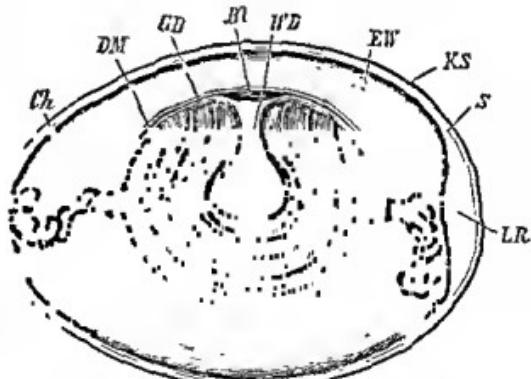


Fig. 5. Schematischer Langsschnitt durch ein unbebrütetes Huhnerei. *BI* Keimscheibe; *GD* gelber Dotter; *WD* weißer Dotter; *DM* Dottermembran; *EW* Eiweiß; *Ch* Chalazen; *S* Schalenhaut; *KS* Kalkschale, *LR* Luftkammer.

und Drüsenzellen; die intensive Versorgung aller Teile eines Organs mit Blutkapillaren zum Zwecke der Ernährung und Atmung; die Abhängigkeit der verschiedenen Gewebe eines Organs von demselben Nerven, wodurch das richtige Zusammenspiel derselben bewirkt wird: der Nervenreiz, welcher einen Muskel zur Kontraktion veranlaßt, bewirkt gleichzeitig eine Erweiterung der Muskelgefäß, so daß mehr Blut in den Muskel fließt. Wird die Vene der Speicheldrüse eines Hundes freigelegt und angeschnitten, so fließt für gewöhnlich das Blut nur tropfenweise heraus. Wird aber dem Tier ein Stück Fleisch vorgehalten, so fließen Speichel und Blut gleichzeitig reichlich.

**III. Äußere Zweckmäßigkeit.** Jeder Organismus tritt durch zweckmäßige Einrichtungen in Beziehung zu bestimmten Verhältnissen der ihn umgebenden belebten oder unbelebten Natur. Er ist hinsichtlich seiner Bewegungsweise, Ernährung und Fortpflanzung auf eine gewisse Summe von Existenzbedingungen zugeschnitten, und verkümmert oder stirbt, wenn diese sich plötzlich erheblich ändern. Es genügt, auf den Unterschied hinzuweisen, der zwischen Tieren besteht, je nachdem sie im Wasser, in der Luft oder auf der Erde, in der Tiefsee oder zwischen den Gezeiten, am Pol oder am Äquator leben. Prägnante Beispiele einer spezifischen Lebensweise mit entsprechenden Anpassungen sind die meisten Entoparasiten, die Wale (Fig. 6), die Pinguine, das Chamäleon (Fig. 30). Die äußere Zweckmäßigkeit gibt sich ebenso sehr kund in einzelnen Organen, wie in der ganzen Körperform (bilaterale Symmetrie frei beweglicher, radiale festsitzender Geschöpfe; Spiraldrehung der Schnecken, um den langen Eingeweidesack bequem tragen zu können). Zahlreiche Beispiele von Anpassungen rezenter und fossiler Wirbeltiere an Bewegung, Aufenthalt, Ernährung und Verteidigung findet der Leser in dem schönen Werke von Abel: Paläobiologie der Wirbeltiere.

**IV. Reflexive und instinktive Zweckmäßigkeit während des normalen Lebensverlaufs.** Jedes Lebewesen verfügt über eine Summe zweckmäßiger Gefühle, Reflexe und Instinkte, welche unwillkürlich durch die verschiedenen Reize der Außenwelt (Licht, Temperatur, Schwerkraft, Salzgehalt, Beschaffenheit der Oberfläche u. a.) oder durch Zustände des eigenen Körpers ausgelöst werden. Hunger und

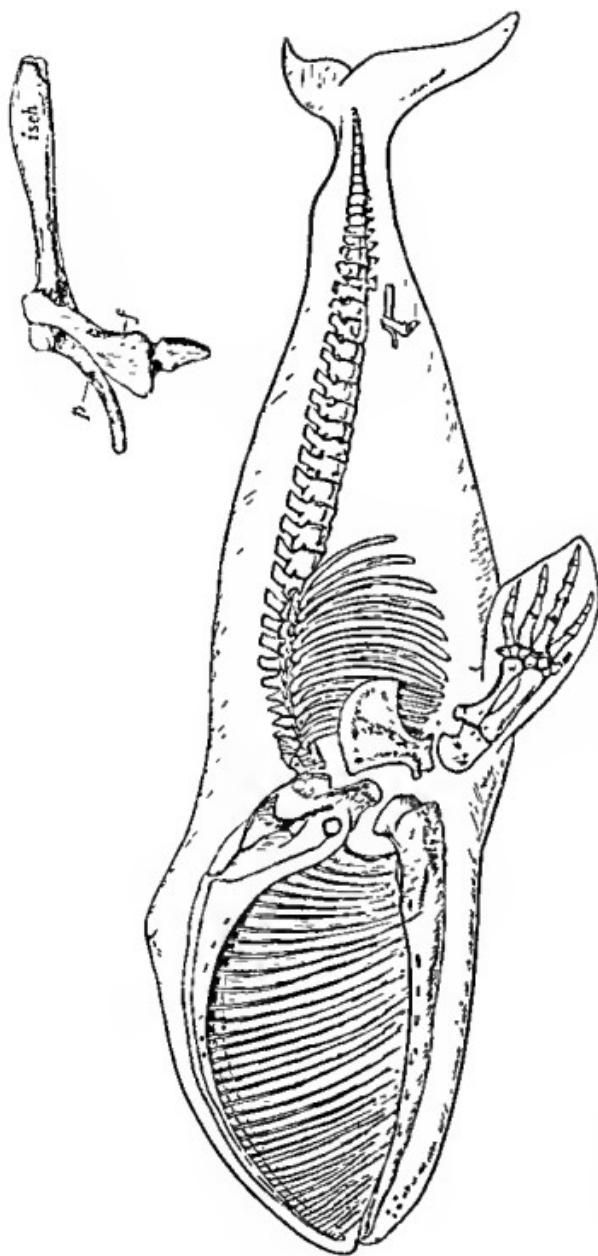


Fig. 6. Körperumriss und Skelett des Gronlandwals. Daneben die rudimentären Knochen des Beckens und der Hintergliedmaße. (Aus Romanes nach Flower.) *nicht* Sitzbein, *f* Oberschenkel. Man beachte die riesige Größe des Manls, um eine sehr große Wassermenge mittels der Barten zu filtrieren; die nur im Schultergelenk beweglichen flossenartigen Vorderextremitäten; die aus der Hand hervorgegangene, zum Steuern dienende quere Schwanzflosse.

Durst orientieren über das Nahrungsbedürfnis, das Gefühl des Wohlbehagens über zusagende, Angst, Unbehagen, Schmerz in ihren endlosen Schattierungen über schädliche Existenzbedingungen. Das Gefühl der Ermüdung warnt vor Überanstrengung. Den Reflexen und Instinkten ist gemeinsam, daß sie unwillkürlich auftreten und meist auch nicht zum Bewußtsein kommen, und sie unterscheiden sich ohne scharfe Grenze nur durch den Grad der Komplikation: bei den Reflexen tritt nur ein Organ oder ein Teil eines Organs (z. B. Kontraktion der Pupille bei grellem Licht) in Tätigkeit, während bei den Instinkten mehrere Organe zu einer mehr oder weniger komplizierten Handlung zusammenwirken (z. B. der Wanderflug der Zugvögel, das Spinnen eines Raupenkokons). Die Pflanzen und fast alle niederen Tiere sind reine Reflexmechanismen, d. h. alle Lebenserscheinungen folgen unwillkürlich und rein automatisch aufeinander. Erst bei Insekten und Wirbeltieren können gewisse Lebensäußerungen durch den Einfluß der Psyche modifiziert werden; aber auch bei diesen Tieren verläuft die Mehrzahl der organischen Prozesse rein reflektorisch, namentlich der ganze Stoffwechsel, alle Wachstumserscheinungen und die Sinneswahrnehmungen: der Magen der Säuger sezerniert Salzsäure und Pepsin nicht, wenn er will, sondern wenn seine Wandung von der aufgenommenen Nahrung gereizt wird, und das Auge sieht, sobald ein Bild auf die Retina geworfen wird. Daher müssen diese das Leben bedingen- den Reflexe ganz überwiegend zweckmäßig sein. Nur von vereinzelten Reflexen läßt sich nicht nachweisen, daß sie der Erhaltung des Lebens förderlich sind (Patellarreflex des Menschen, abgesehen von seiner medizinischen Bedeutung, das Erröten aus Schamgefühl, die »Gänsehaut« und das Zähneklappern bei Kälte, der Angstschweiß). Beispiele zweckmäßiger Reflexe: Lidverschluß bei Reizung der Lidhaare oder der Konjunktiva; Kontraktion der Pupille bei grellem Licht; Schwitzen zur Erniedrigung der Temperatur; Husten, Niesen, Erbrechen zur Entfernung schädlicher Stoffe; Zucken der Pferdehaut zur Abwehr von Insekten; das brünstige Froschmännchen umklammert jeden Gegenstand, welcher die Brusthaut leicht reizend berührt und daher auch das Weibchen; der Winterschlaf des Murmeltieres wird unterbrochen, wenn die Kälte so intensiv wird, daß sie den Tod herbeiführen

könnte; Hypnose der weiblichen Solifugen, welche für gewöhnlich das andre Geschlecht eifrig verfolgen, wenn das Männchen mit den Cheliceren den Rücken des Weibchens packt, um es sodann zu begatten<sup>1</sup>. Autotomie des Eidechsenschwanzes. Beispiele für zweckmäßige Instinkte sind so allgemein bekannt, daß ich auf ihre Erwähnung verzichte. Doch sei hervorgehoben, daß viele derselben nur einmal im Leben ausgeführt werden (Eiablage bei Gallwespen und Ateuchus sacer; komplizierte Kokons mancher Spinner), und zwar unter Umständen, welche jedes Erlernen durch Erfahrungen und jede Belehrung von seiten der Eltern ausschließen, so daß solche Instinkte demnach nicht als »vererbte Erfahrungen« angesehen werden können.

V. Sanative oder regulatorische Zweckmäßigkeit. Jeder Organismus ist imstande, schädliche Eingriffe, welche eine bestimmte Intensität nicht überschreiten, zu überwinden durch eine Reihe von Fähigkeiten, welche namentlich bei Erkrankungen in Wirksamkeit treten und daher trotz ihres verschiedenartigen Charakters unter jener Bezeichnung zusammengefaßt werden können. Solche Mittel sind: Entfernung schädlicher Stoffe durch Leukozyten und heilende Blutfermente (Antitoxine, Agglutinine, Präzipitine); Regeneration verlorener Teile; kompensatorisches Eintreten des intakten Organs der einen Körperseite, z. B. der Lunge, Niere, für das erkrankte der andern oder der gesunden Teile eines Organs für die erkrankten und eventuell künstlich entfernten: so kann der Darm des Menschen die Verdauung vollständig übernehmen nach totaler Magenresektion, wobei Gewichtszuahmen bis zu 20 Pfund beobachtet worden sind<sup>2</sup>; nach Entfernung einer Niere kann die andre schon in den nächsten 24 Stunden die normale Harnmenge mit demselben Gehalt an Salzen ausscheiden (Nothnagel 1894); allmähliche Gewohnung an schädliche Einflüsse, an Kälte, Wärme, Salzgehalt, Trockenheit u. a. oder an Gifte: werden z. B. Meerschweinchen mit abgeschwächtem Diphtheriegift behandelt, so können

<sup>1</sup> Heymons, R., Biologische Beobachtungen an Solifugen. Anhang zu den Abhdlg. Kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1901. S. 39.

<sup>2</sup> Wegele, C., Therapie der Magen- und Darmerkrankungen. 3. Aufl. 1905, S. 181, 195.

sie später das Vielhundertfache der tödlichen Dosis vertragen; natürliche oder durch Überstehen der Krankheit erworbene Immunität, z. B. beim Menschen nach einmaliger Überwindung von Scharlach. Diese Art der Zweckmäßigkeit wird häufig auch als regulatorische (Driesch) bezeichnet, weil alle zweckmäßigen Reaktionen auf nicht-normale Reize Regulationen genannt werden.

**VI. Funktionelle Zweckmäßigkeit.** Hierzu rechnen wir im Anschluß an Roux die Fähigkeit der meisten aktiv tätigen Organe, namentlich der Muskeln und Drüsen, durch den Reiz ihrer spezifischen Funktion, also durch Gebrauch und Übung, gestärkt, durch den Mangel eines solchen Reizes (Nichtgebrauch) geschwächt zu werden. Im ersten Falle vergrößert sich das Organ und wird leistungsfähiger, im letzteren verkleinert es sich. Roux. (1881) hat zuerst die außerordentliche Bedeutung dieses Prinzips für das Anpassungsvermögen der Organismen dargetan. Jedoch gilt es nicht für alle aktiven Organe; die Zähne werden durch andauernden Gebrauch nicht besser, und auch unsere Augen und Gehörapparate verbessern sich durch Gebrauch nicht nachweisbar, sondern nur die Leistungen ihrer zerebralen Zentren scheinen sich zu vervollkommen.

**VII. Arterhaltende Zweckmäßigkeit.** Es gibt zahllose Einrichtungen, welche nicht direkt ihrem Träger von Nutzen sind, sondern nur dessen Nachkommen und damit der Erhaltung der Art dienen. Sie beherrschen das Gebiet der Sexualsphäre fast vollständig und spielen in dem Bau der Geschlechtsorgane und unter den sexuellen Instinkten eine wichtige Rolle. Hierhin gehören alle Einrichtungen zur Erzeugung zahlreicher Keimzellen (Größe und reichliche Ernährung der Sexualdrüsen) oder dotterreicher Eier (Dotterstöcke, Eiweißdrüsen), zur Erleichterung der Befruchtung. (Kopulationsapparate; Farben, Gerüche, Töne zum Anlocken des andern Geschlechts; die Farben der Blumen, Blütendüfte, Nektarien zum Anlocken der Insekten), der Eiablage (Legestachel, Kokondrüsen, Kittdrüsen zum Ankleben der Eier) und der Brutpflege in allen ihren Schattierungen. »Die Laichwanderungen der Fische, die größten aller durch die Fortpflanzung bedingten Phänomene im Tierreich, kommen ohne eine Spur sexueller oder erotischer Instinkte zustande. Männchen und Weibchen reagieren nicht auf-

einander, sondern reagieren gemeinsam auf ein Drittes, das sind die optimalen Entwicklungs- und Lebensbedingungen für die junge Brut, die in den hydrographischen Bedingungen der Laichgebiete gegeben sind» (V. Franz, Rassbiol. 7, 1910). In dem Kapitel: Sexuelle Zuchtwahl werden viele der hierher gehörigen Anpassungen noch einmal erwähnt werden, da durch sie bewirkt wird, daß nur ganz gesunde, leistungsfähige Tiere zur Fortpflanzung gelangen (Kämpfe der Männchen bei Polygamie, Hochzeitsflug der Bienen und Ameisen). Sehr häufig führt die geschlechtliche Fortpflanzung zum Tode der Eltern und beweist dadurch, daß sie nicht dem Leben des Individuums, sondern nur der Erhaltung der Art dient, so z. B. wenn der Tod bald nach dem Absetzen der Keimzellen infolge von Erschöpfung oder durch akute Verletzung [bei der Drohne Abreißen des Penis nach der Kopula, bei den Saugwürmern (Trematoden) Platzen der Sporozysten bei der Geburt der Redien] eintritt.

VIII. Ontogenetische Zweckmäßigkeit. Die Furchung und Embryonalentwicklung vollzieht sich im großen und ganzen unverkennbar im Hinblick auf die zukünftige Organisation. Die erstere ist bei normalem Verlauf streng determiniert, d. h. jede Furchungszelle und jede Organanlage entsteht zu bestimmter Zeit und an einer bestimmten Stelle. Der Bauplan wird also genau innegehalten, weil nur auf diese Weise ein komplizierter Organismus ohne unnötige Kraftvergeudung hergestellt werden kann. Dabei entwickeln sich oft Teile, welche später zusammen funktionieren und daher zueinander passen müssen, ganz unabhängig voneinander, z. B. Muskeln und Nerven der Amphibien, Mund und Darm der Seeigellarven. Zusammengesetzte und wichtige Organe erscheinen sehr oft besonders früh (Herz der Wirbeltiere, Augen der Vögel, Gehirn des Menschen), während rudimentäre Organe meist spät angelegt werden und sich langsam entfalten, woraus zu schließen ist, daß die Keimesgeschichte abhängig ist von der Phylogenie. Manche embryonale Organe (schützendes Ammos bei manchen Insekten und höheren Wirbeltieren, die Allantors als Harnblase oder Ernährungsorgan, der Eizahn der Vögel und mancher Insekten zum Durchbrechen der Schale, Einrichtungen zur Aufnahme und Verdauung des Dotters) beweisen, daß den Embryonen auf höherer Stufe schon Anpassungen

an die momentane Situation zukommen können. Die vielen besonderen Einrichtungen der Larven (Flimmerkränze zur Bewegung, besondere Sinnesorgane, Finnenblase zum Schutz des Scolex) fallen unter die Kategorie der äußeren Zweckmäßigkeit, weil sie Anpassungen freilebender Geschöpfe an die Außenwelt darstellen.

Zu jeder der eben genannten Kategorien gehören nun zahllose Spezialfälle, die von Art zu Art und häufig bei derselben Spezies von Stadium zu Stadium in Form und Wirkungsweise wechseln. Wir nennen sie »Anpassungen«, die dementsprechend in korrelative, innere, äußere, reflexive, instinktive, sanative, funktionelle, art-erhaltende und ontogenetische unterschieden werden können. Damit soll nicht gesagt sein, daß diese Gruppen nützlicher Einrichtungen scharf gegeneinander abzugrenzen sind. Schon Wolff (1898, S. 64) hat mit Recht hervorgehoben, daß zwischen der inneren und äußeren Zweckmäßigkeit keine absolute Scheidewand existiert, und das gleiche gilt für die übrigen Kategorien; die funktionelle Anpassung wirkt sehr häufig sanativ, indem sie durch Erhöhung der Leistungsfähigkeit irgendeines Gewebes einen Organfehler ausgleicht, z. B. wenn ein Klappenfehler durch Verstärkung der Herzmuskulatur, eine Schlundverengerung durch Hypertrophie der davor gelegenen Muskeln kompensiert wird. Eine strenge Trennung ist schon deshalb nicht durchführbar, weil dieselbe Einrichtung häufig verschiedenen Zwecken dient, z. B. der Panzer der Krebse zum Schutze (äußere Zweckmäßigkeit) und zur Anheftung für die Muskeln (innere Zweckmäßigkeit). Trotzdem sind solche begriffliche Unterscheidungen nicht zu umgehen, da sie allein einen Überblick über die Fülle der Einzelerscheinungen gestatten.

Die Vielseitigkeit der Anpassungen gestattet noch manche andre Einteilung derselben. Berücksichtigen wir die Häufigkeit oder Seltenheit im Auftreten, so lassen sich unterscheiden:

regelmäßige Anpassungen, welche allen normalen Individuen zukommen;

unregelmäßige oder sporadische Anpassungen, welche nur ab und zu unter bestimmten Bedingungen auftreten.

Berücksichtigen wir die Zeitdauer, so sind zu unterscheiden:

permanente Anpassungen, welche während des ganzen Lebens oder wenigstens während einer bestimmten Periode als Dauerbildungen vorhanden sind;

vorübergehende Anpassungen, welche nur kurze Zeit sich äußern und dann wieder verschwinden.

So ergibt sich folgende Übersicht der Anpassungen:

regelmäßige	sporadische
permanente, z. B. ein Auge, eine Schutzfarbe	vorübergehende, z. B. viele Reflexe (Lid- verschluß, Schwitzen), viele Instinkte (Nestbau, Wanderszug)

Von großer Wichtigkeit für das Verständnis der organischen Zweckmäßigkeit ist ferner die Unterscheidung zwischen aktiven und passiven Anpassungen. Aktive nennen wir solche Anpassungen, deren Nutzen auf den Lebenserscheinungen, also auf der Aktivität des betr. Organs oder Gewebes beruht, wie bei allen Muskeln, Drüsen, Nerven, Sinnesorganen, so daß man annehmen kann, daß bei ihnen die Form eine Folge der Funktion ist oder sich wenigstens in engster Abhängigkeit von ihr ausgebildet hat, wobei selbstverständlich eine Vererbung der Gebrauchswirkungen angenommen werden muß. Hierhin gehören alle funktionellen Anpassungen am Skelett der Wirbeltiere und namentlich die verschiedenen Formen der Gelenke und der Extremitäten [der Lauffuß des Pferdes mit der stark verlängerten dritten Zehe (Fig. 76), die Grabschaufel des Maulwurfs, der Springfuß des Känguruhs (Fig. 75), der Kletterfuß des Spechtes (Fig. 7), dessen erste und vierte Zehe nach hinten gerichtet sind, die »Hinterhand« von *Phalangista*, *Didelphys*, Halbaffen und Affen mit opponierbarer erster Zeh], die Knochenleisten und -höcker an den Stellen, wo sich die Muskeln ansetzen; der Rüsselknochen des Schweines (Fig. 8) und des Tapirs; Hörner und Geweih; der Kletterschwanz mancher Affen; die Backentaschen, Schwielen, Zehenballen und Krallen der Säuger; der Muskelmagen der Krokodile und Vögel.

Passive Anpassungen hingegen sind solche, welche nur durch ihre Gegenwart nützen oder bei Anwesenheit von Muskeln doch so eigenartig gebraucht werden, daß sie weder durch Gebrauch und Übung hervorgerufen, noch durch sie verbessert sein können. Man kann also bei ihnen nicht die Funktion als das Primäre, die Form des Organs oder seine sonstigen Qualitäten als das Sekundäre

ansehen. Diese passiven Anpassungen sind ungeheuer vielgestaltig, da alle an sich toten Ausscheidungen hierher gehören. Der Leser wird dies sofort ersehen aus der Andeutung der folgenden Beispiele: alle Farben und Zeichnungen bei Tieren und Pflanzen, welche Anpassungen sind, also eine biologische Bedeutung haben, demnach alle sexu-



Fig. 7. Specht mit Kletterfuß (zwei Zehen nach vorn, zwei nach hinten).

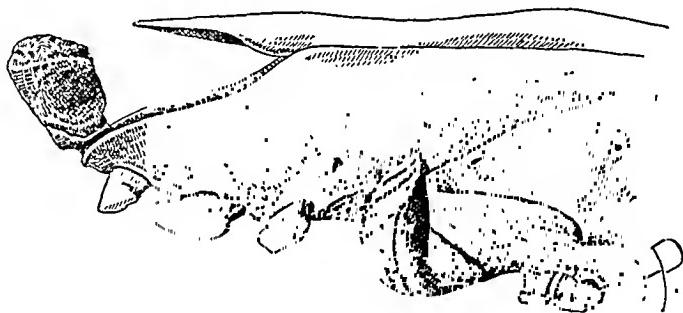


Fig. 8. Zwischenkiefer vom Wildschwein mit Rüsselknochen zum Wühlen in der Erde.  $\frac{1}{2}$  natürl. Größe. (Original.)

ellen Farbenunterschiede, welche dem Anlocken oder dem Erkennen der Geschlechter dienen, ferner alle Schutzfarben, z. B. wenn bei der Raubseeschwalbe, *Sterna caspia*, oder beim Halsbandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula*, die Eier und Dunenjungen (Fig. 10, 11) in der Färbung täuschend ihrer Umgebung, steinigen Strandregionen, gleichen; die Schreck- und Herdenfarben. Die Erscheinungen der Mimikry (Fig. 9), bei denen nicht nur die Farbe, sondern auch die Gestalt eines belebten oder unbelebten Gegenstandes imitiert wird; die Haare in den Ohrmuscheln sehr vieler Säuger stehen so, daß sie den Eingang zum Gehörgang vor Insekten schützen; die Schwanz- und Mähnenhaare des Pfer-



Fig. 9. Mimikry (Nachahmung in Körperform und Farbe) bei Insekten: Blattschmetterling (*Kallima*, Ober- und Unterseite), wandelndes Blatt (*Phyllium*) und Stabheuschrecke (*Phasma*). (Nach Romanes.)



Fig. 10. Schutzfärbung eines 4 Tage alten Dunenjungen des Halsbandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.), welches sich zwischen Steinen der Strandregion versteckt. Nach G. Schulz, Natur-Urkunden. Berlin, Parey.



Fig. 11. Schutzfarbung von Nest und Gelege des Halsbandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.),  
etwa  $\frac{5}{7}$  nat. Größe, photographiert auf der Insel Hiddensee von G. Schulz.

des werden nicht, wie die übrigen Haare, zusammen gewechselt, sondern einzeln, weil der Fliegenwedel beständig notwendig ist; Stacheln (verdickte Haare) des Igels und des Stachelschweins; bei letzterem Tier sind die Schwanzhaare in kurze abgestutzte, zylindrische Röhren umgewandelt, welche ein rasselndes Geräusch verursachen; Barten der

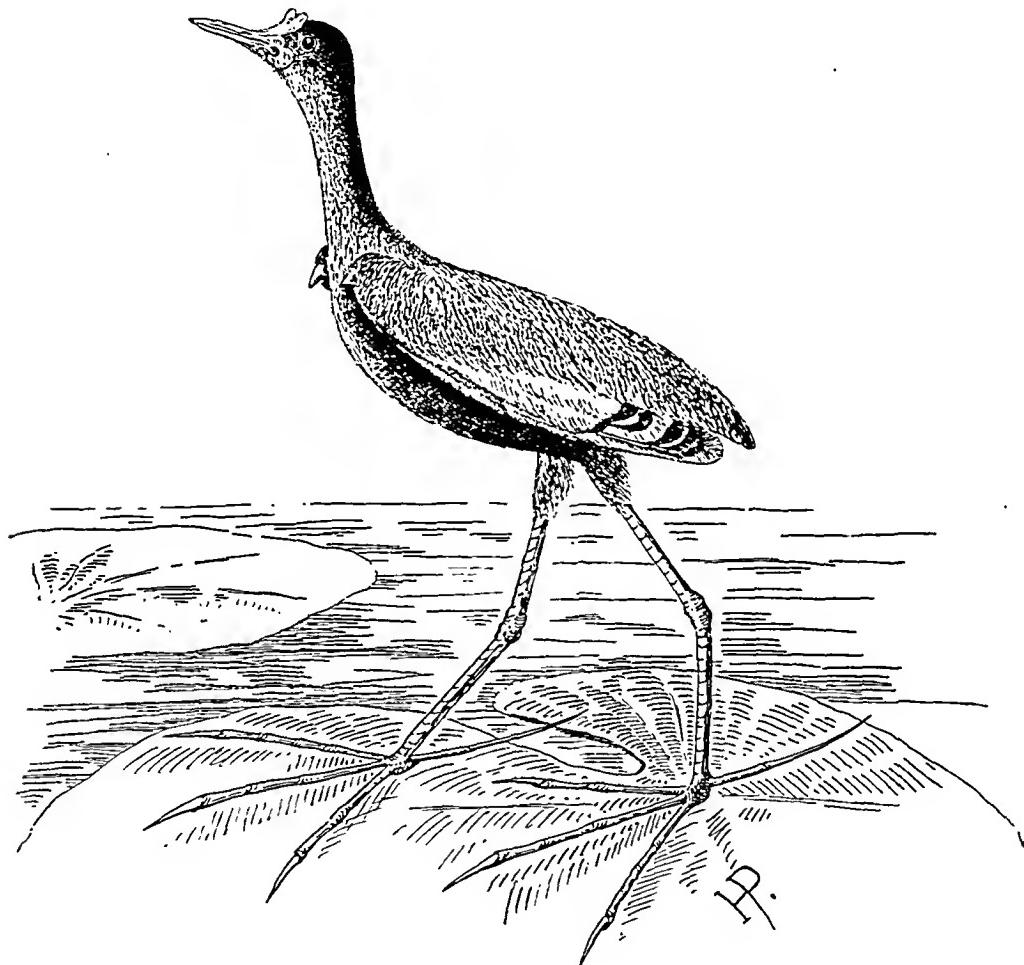


Fig. 12. *Parra jassana* L. von Cayenne.  $\frac{1}{3}$  natürl. Größe.  
Die Hinterkralle ist 39 mm lang. (Original.)

Bartenwale (Fig. 6) zum Festhalten der Plankton-Nahrung; die Häckchen an den Seitenästen der Federfahne, wodurch sie zu einer luftdichten Platte verbunden werden; der männliche Argusfasan erzeugt beim Balzen ein schnarrendes Geräusch, indem er die Handschwingen gegeneinander reibt, welche auf ihren Seitenästen erster Ordnung eigentümliche »Schrilleisten« tragen; die Erpel der Enten nehmen nach

dem Hochzeitsgefieder das unscheinbare Sommerkleid an, weil sie um diese Zeit sämtliche Schwingen auf einmal abwerfen und in diesem flugunfähigen Zustand eine Schutzfärbung nötig haben; das »Schloß« der Muschelschalen besteht aus Zähnen, welche in Gruben der andern Seite eingreifen und dadurch eine feste Verbindung beider Schutzhüllen herstellen; die eben genannten Gebilde (Federn, Haare, Muschelschalen) stimmen darin überein, daß sie tote Hautprodukte sind und trotzdem nicht der Anpassungen entbehren; die riesigen Krallen der Parriden (rallenartiger Vögel), um sich auf den Schwimmblättern von Wasserpflanzen halten und hier nach Insekten jagen zu können (Fig. 12); die Eizahne bei den Embryonen der Vögel, vieler Reptilien und einzelner Insekten, welche im Leben nur einmal beim Durchbrechen der Eischale benutzt werden; die symmetrisch angeordneten, zur Verteidigung dienenden Stachel am Panzer und an den Beinen vieler höherer Krebse, namentlich Krabben; die kleinen angelhakenförmigen Borsten auf dem Rückenpanzer von *Hyas* und andern Spitzkrabben, welche zum Festhalten von Algen und Schwämmen gebraucht werden und so das Tier maskieren; Giftdrüsen der Schlangen, Schwefelsäuredrüsen der Schneckengattung *Dolium*; die Furchenzahne mit Rinne zum Abfließen des Giftes bei der mexikanischen Eidechse *Holoderrma horridum* und vielen Giftschlangen; die röhrenförmigen Giftzähne bei Vipern; die dolchförmigen Radulazahne bei *Testacella* und andern Raublungenschnecken, welche sich hauptsächlich von Regenwürmern nähren; bei Schlangen und Geckonen ist das untere Augenlid durchsichtig geworden und mit dem oberen verwachsen, so daß das Auge von einer uhrglasartigen Schutzhülle bedeckt ist; Vorstufen dieser Einrichtung finden sich bei verschiedenen Eidechsen der Gattungen *Eremias*, *Caprita*, *Ophiops*, aber es ist selbstverständlich, daß sie nicht durch die Funktion, d. h. die Bewegungen des unteren Augenlids hervorgerufen sein kann; die starke Wölbung des Rückenpanzers der Landschildkröten, welche die Tiere befähigt, aus der Rückenlage durch schaukelnde Bewegung wieder in die natürliche Stellung zurückzukehren; die Gallerthüllen vieler pelagischer Fischeier, wodurch sie schwappend gehalten werden; die zur Befestigung an Algen dienenden Haftfäden des Eies vom Hornhecht, *Belone acus*; Erhöhung der Fortpflanzungs-

ziffer durch Erwerbung von Parthenogenese oder von Hermaphroditismus. Bei den höheren Pflanzen gehören fast alle nützlichen Einrichtungen zu den passiven Anpassungen. Ich erinnere an die zahllosen Schutzmittel gegen Tierfraß: Dornen, Stacheln, Borsten, Brennhaare, dicke Kutikula, Kieseleinlagerungen, Raphiden von oxalsaurem Kalk, Bitterstoffe, Säuren, ätherische Öle, Gifte; an die verschiedenartigen Flugeinrichtungen der Samen; an die Höcker und Leisten der Pollenkörner, um das Anheften auf der Narbe zu erleichtern; an Blütenfarben, Nektarien und Geruchsstoffe zum Anlocken der Insekten.

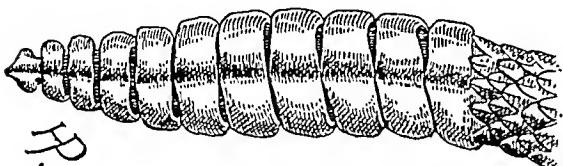


Fig. 13. Klapper der Klapperschlange (*Crotalus*). Natürl. Größe. (Original.) Sie besteht aus einer Anzahl von Hornringen an der Spitze des Schwanzes und erzeugt ein eigenständiges Geräusch (Warnsignal), indem sie in zitternde Bewegung versetzt wird. So werden Angriffe schlangenfressender Tiere und damit eine unnötige Vergeudung des Giftes vermieden.

In vielen Fällen ist es zweifelhaft, ob man eine aktive oder eine passive Anpassung vor sich hat, denn die Entscheidung setzt immer eine genaue Kenntnis der Funktion, der hierbei entstehenden Reize und der Ontogenie der betreffenden Bildung voraus. Man könnte versucht sein, die eben erwähnten einspitzigen Zähne

der Raublungenschnecken von ihrer Gebrauchsweise abzuleiten; wer aber weiß, daß die Zähne der Schnecken, weit entfernt von dem Orte ihrer späteren Benutzung, in einem kleinen, dicht mit Zellgewebe erfüllten Pharynxdivertikel sich anlegen und ihre fertige Form erhalten, lange bevor sie gebraucht werden, wird diesen Gedanken sofort fallen lassen. Die Geweihe der Hirsche und die Hörner der Wiederkäuer kann man ohne Bedenken in ihrer phyletischen Wurzel darauf zurückführen, daß die Vorfahren mit den Stirnbeinen gegeneinander stießen und diese Knochen reizten, weil die Tiere jetzt noch von Jugend an diese Gewohnheit zeigen; aber hierdurch läßt sich nicht die spezielle Form erklären, welche diese Bildungen bei jeder Art zeigen. Die zur Verteidigung und zum Entwurzeln der Bäume dienenden Hörner der Rhinocerosse können als aktive Anpassungen gedeutet werden, wohingegen keine Lebensgewohnheiten dafür sprechen, daß der riesige Schnabelauf-

satz des Nashornvogels oder gar die Kopfauswüchse vieler Käfer (Lamellicornier) Gebrauchswirkungen sind. Das Wüstenhuhn (*Syrrhaptes paradoxus*) und die Lagopiden und Schnee-Eulen sind an den Zehen mit Federn bekleidet, vermutlich um das Einsinken in den Sand bzw. in den Schnee zu erschweren; es ist zwar nicht wahrscheinlich, aber doch nicht mit Sicherheit auszuschließen, daß der beim Auftreten ausgeübte Reiz die Zehenbesiederung hervorgerufen hat. Unentschieden bleibt, ob bei der allmäßlichen Entstehung der Klapper der Klappersehlange (Fig. 13) der beim Vibrieren der Schwanzspitze ausgeübte Reiz von Bedeutung gewesen ist oder nicht. Wenngleich also manche Anpassungen nicht mit Sicherheit in die Kategorie der aktiven oder in die der passiven eingereiht werden können, so gibt es doch zahllose Fälle, bei deren Entstehung oder Vervollkommennung der Funktionsreiz mit Sicherheit auszusehließen ist.

---

## I. Kapitel.

### Die gegen das Selektionsprinzip erhobenen Einwände.

#### A. Unwesentliche Einwände.

Hier sollen sieben Einwände besprochen werden, die aber, wie wir sehen werden, entweder die eigentliche Bedeutung des Selektionsprinzips nicht tangieren oder leicht zu widerlegen sind.

**Erster Einwand:** die oikologistische (teleologische) Betrachtungsweise der Organismen ist verschliffen.

Die Zweckmäßigkeit der Organismen ist kein Forschungsproblem. Die exakte Naturforschung hat nur nach den bewirkenden Ursachen zu fragen und sich zu bemühen, alle Erscheinungen der Natur, die unorganischen wie die organischen, auf chemische oder physikalische Kräfte zurückzuführen.

ziffer durch Erwerbung von Parthenogenese oder von Hermaphroditismus. Bei den höheren Pflanzen gehören fast alle nützlichen Einrichtungen zu den passiven Anpassungen. Ich erinnere an die zahllosen Schutzmittel gegen Tierfraß: Dornen, Stacheln, Borsten, Brennhaare, dicke Kutikula, Kieselteinlagerungen, Raphiden von oxalsaurem Kalk, Bitterstoffe, Säuren, ätherische Öle, Gifte; an die verschiedenartigen Flugeinrichtungen der Samen; an die Höcker und Leisten der Pollenkörner, um das Anheften auf der Narbe zu erleichtern; an Blütenfarben, Nektarien und Geruchsstoffe zum Anlocken der Insekten.

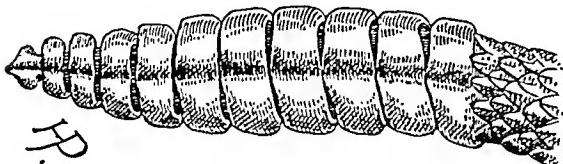


Fig. 13. Klapper der Klapperschlange (*Crotalus*). Natürl. Größe. (Original.) Sie besteht aus einer Anzahl von Hornringen an der Spitze des Schwanzes und erzeugt ein eigenständliches Geräusch (Warnsignal), indem sie in zitternde Bewegung versetzt wird. So werden Angriffe schlangenfressender Tiere und damit eine unnütze Vergeudung des Giftes vermieden.

In vielen Fällen ist es zweifelhaft, ob man eine aktive oder eine passive Anpassung vor sich hat, denn die Entscheidung setzt immer eine genaue Kenntnis der Funktion, der hierbei entstehenden Reize und der Ontogenie der betreffenden Bildung voraus. Man könnte versucht sein, die eben erwähnten einspitzigen Zähne

der Raublungenschnecken von ihrer Gebrauchsweise abzuleiten; wer aber weiß, daß die Zähne der Schnecken, weit entfernt von dem Orte ihrer späteren Benutzung, in einem kleinen, dicht mit Zellgewebe erfüllten Pharynxdivertikel sich anlegen und ihre fertige Form erhalten, lange bevor sie gebraucht werden, wird diesen Gedanken sofort fallen lassen. Die Geweihe der Hirsche und die Hörner der Wiederkäuer kann man ohne Bedenken in ihrer phyletischen Wurzel darauf zurückführen, daß die Vorfahren mit den Stirnbeinen gegeneinander stießen und diese Knochen reizten, weil die Tiere jetzt noch von Jugend an diese Gewohnheit zeigen; aber hierdurch läßt sich nicht die spezielle Form erklären, welche diese Bildungen bei jeder Art zeigen. Die zur Verteidigung und zum Entwurzeln der Bäume dienenden Hörner der Rhinocerosse können als aktive Anpassungen gedeutet werden, wohingegen keine Lebensgewohnheiten dafür sprechen, daß der riesige Schnabelauf-

Wenn jemand sich für solche Fragen der Anpassung interessiert, so kann er leicht seine Phantasie walten lassen. Für jeden Variationsfall gibt es hundert Wege, auf denen er nützlich oder schädlich sein kann. Wenn z. B. die ‚behaarte‘ Varietät des Moorhuhns sich auf einer Insel eingebürgert hätte, wie es viele fremde Arten getan haben, so würde gewiß mancher erfunderische Kopf uns klar zu machen suchen, wie die Behaarung dem Vogel für eine besondere Lebensweise gerade auf dieser Insel von Vorteil sei. Eine solche Behauptung wäre schwer zu widerlegen, denn solchen Spekulationen wird erst eine Schranke gezogen, wenn die Ersbildungsgabe ihres Urhebers aufhört. Während der einzige Prüfstein des Nutzens der Erfolg des Organismus ist, beweist eben dieser weniger den Nutzen eines bestimmten Teiles im Kräftehaushalt als vielmehr das richtige Zusammenspiel des Ganzen.« In ähnlichem Sinne schreibt Klebs (1903, S. 162): »Die Zweckmäßigkeit der Organismen, von der Darwin und alle seine Nachfolger ausgehen, stellt gar nicht ein Problem der Naturforschung vor; sie gehört der teleologischen Betrachtungsweise des menschlichen Geistes an, die sich ihrerseits durchaus nicht auf die Organismen einschränken läßt, sondern sich auf die ganze Natur erstreckt.« Weiter zitiere ich Fleischmann (1903) mit seiner Behauptung: »Das Eingehen auf den Gedanken der Nützlichkeit zeigt den fundamentalen Fehler der Darwischen Schule. Die Nützlichkeit ist ein menschliches Urteil (ein Begriff der reflektierenden Urteilstarkraft, Kant), gemessen nach den persönlichen Bedürfnissen des Individuums oder der menschlichen Gesellschaft, aber ohne Erkenntniswert für das Studium der Tierwelt.« Ähnliche Gedanken bei Went (1907, S. 270), Steinmann (1908, S. 6).

Wer in dieser Weise die Zweckmäßigkeit der Organismen als Forschungsproblem nicht anerkennt, engt die Biologie willkürlich ein, denn diese hat alle Beziehungen der Organismen zu untersuchen und zu erklären<sup>1</sup>, und dabei muß eine ihrer Hauptaufgaben sein, die ge-

<sup>1</sup> Eine naturwissenschaftliche Erklärung besteht in dem Nachweis gesetzmaßiger Beziehungen, hat daher immer mehr oder weniger den Charakter einer Beschreibung. Nach der Art dieser Beziehungen können wir in der Biologie unterscheiden:

Dieser Einwand ist von Kölliker (1864), Nägeli (1884) und von andern erhoben worden, um der Idee der Nützlichkeit, welche den Kernpunkt der Selektionslehre darstellt, den Stempel der Inexaktheit aufzudrücken. So sagt Kölliker (1864, S. 178): »Die teleologische allgemeine Anschauung Darwins ist eine verfehlte. Die Varietäten entstehen ohne Einwirkung von Zweckbegriffen oder eines Prinzips des Nützlichen nach allgemeinen Naturgesetzen und sind nützlich oder schädlich oder indifferent.« Noch schärfer drückt sich Nägeli (1884, S. 289ff.) aus. »Ferner setzt sich die Selektionstheorie, welche ihrem Prinzip gemäß nur nach dem erreichten Nutzen einer Erscheinung fragt, um dieselbe zu rechtfertigen, in Widerspruch mit der wahren und exakten Naturforschung, welche vor allem die bewirkenden Ursachen der Dinge zu erkennen sucht.« Nachdem er dann betont hat, daß niemand Spekulationen darüber anstellt, welche Vorteile oder Nachteile die sechseckige Form der Schneeflocken und die kugelige Gestalt der Regentropfen gewährt, fährt er fort (S. 297): »Die unorganische Natur im ganzen und im einzelnen wird von der exakten Wissenschaft jeweilen als ein System von Kräften und Bewegungen angesehen, die sich gegeneinander ins Gleichgewicht gesetzt haben und wo dasselbe gestört wird, einem neuen Gleichgewicht zustreben. Die organische Natur ist ebenfalls sowohl als Ganzes wie in jedem einzelnen Teil ein solches, nur viel komplizierteres System von Kräften und Bewegungen, und die Aufgabe der phylogenetischen Wissenschaft ist es vor allem, die Ursachen der Gleichgewichtsstörungen und damit der stets sofort eintretenden Veränderungen, nicht irgendwelcher anderer daraus sich ergebenden Beziehungen, aufzusuchen.« Von neueren Schriftstellern sei hier zunächst Bateson (1894, S. 5) genannt, welcher in seinem großen Werke »Materials for the study of variation« eine große Anzahl der verschiedenartigsten Variationen beschreibt, aber die utilitaristische Bewertung derselben rundweg ablehnt mit den Worten: »Bei der Prüfung von Variationsfällen habe ich es nicht für notwendig gehalten, mir über den Nutzen oder Schaden der beschriebenen Variationen Gedanken zu machen. Aus Gründen, welche ich im zweiten Abschnitt angegeben habe, sind solche Überlegungen, mögen sie sich auf normale Strukturen oder auf Variationen beziehen, öde und nutzlos.

er sich stets Rechenschaft davon ablegen muß, ob ein Organ, eine Struktur oder ein organischer Prozeß für das Leben des Organismus von Bedeutung ist oder nicht. Sobald der Naturforscher den Zweck eines Organs erkannt hat, fühlt er sich befriedigt, denn eine solche Erkenntnis hat einen erklärenden Charakter. Wenn wir ein Gebilde als ein Auge erkannt haben, verstehen wir z. B. die Anordnung seiner Teile. Leben heißt, die Fähigkeit besitzen, auf die Einflüsse der Umgebung zweckmäßig zu reagieren, und wenngleich diese Gabe stets nur relativ ist, so stellt sie doch das Monopol der Lebewesen dar, das in der toten Materie kein Analogon hat, während alle übrigen vitalen Eigenschaften, wie Wachstum, Vermehrung, Assimilation, Stoffwechsel und Individualität, mehr oder weniger schon bei den anorganischen Körpern angedeutet sind. Mit Recht definiert H. Spencer das Leben als »the continuous adjustment of internal relations to external relations«, Virchow sagt in seiner berühmten Cellularpathologie (1871, S. 100): »Die Grundlage aller Vorstellungen über das Leben bildet die Erfahrung von der allem Lebenden zukommenden Fähigkeit der Selbsterhaltung«, und der Physiologe Pflüger (1877, S. 57) schreibt: »In dem ewigen Wechsel der Arbeit der das Leben erzeugenden Kräfte läßt sich bis jetzt nur ein allgemeiner Gesichtspunkt finden, der ihr Wirkungsgesetz, wenn auch nicht absolut, so doch der Regel nach beherrscht. Diesem zufolge treten jedesmal nur solche Kombinationen von Ursachen in die Wirklichkeit, welche die Wohlfahrt des Tieres möglichst begünstigen. Dies bewahrheitet sich selbst dann, wenn ganz neue Bedingungen künstlich in den lebendigen Organismus eingeführt worden sind«<sup>1</sup>. Mit solchen Sätzen ist zugleich gesagt, daß die Frage nach der Ursache der organischen Zweckmäßigkeit ein Hauptproblem der Biologie ist und daß die Selektionstheorie, welche eine Antwort auf diese Frage gibt, die eingehendste Beachtung und Kritik beanspruchen darf. Der Naturforscher darf jene Frage um so weniger vernachlässigen, als zweckmäßige Einrichtungen an jedem Organismus in größter Fülle

---

der Zweckmäßigkeit auf Verstand. Nur ein geistiges Prinzip kann ein *tēlos* (Ziel) erkennen. Andere Bezeichnungen sind »utilitaristisch« und »final«.

<sup>1</sup> Der letzte Satz dieses Zitats ist sehr angreifbar. Siehe darüber Kap.V,3.

waltigen Unterschiede zu analysieren und kausal zu erklären, welche zwischen unbelebten und belebten Körpern bestehen. Alles Leben ist an Protoplasma gebunden, und diese wunderbare Substanz hat zwei Eigenschaften, durch welche sie sich stets von toter Materie unterscheidet: sie empfindet und ist reizbar, besitzt also eine psychische<sup>1</sup> Komponente, welche freilich in ihrem eigentlichen Wesen uns völlig unklar ist und welche wir nur erschließen aus der Ähnlichkeit mit unserer eigenen Beseelung, und sie hat die Fähigkeit der Selbsterhaltung durch zweckmäßige Strukturen oder Reaktionen. Psyche und Selbsterhaltungsfähigkeit umschließen das Geheimnis des Lebens und bilden die Hauptschranke zwischen der organischen und anorganischen Welt. Die Selbsterhaltungsfähigkeit beruht auf den zweckmäßigen Einrichtungen und Reaktionen, welche als Anpassungen oder Oikologismen zusammengefaßt werden. Es ist also klar, daß der Biologe nie den oikologistischen<sup>2</sup> Gesichtspunkt aus dem Auge verlieren darf, da

---

1. kausale Erklärungen (Nachweis der Ursache); z. B. das Kind zeigt Merkmale von beiden Eltern, weil die Erbsubstanzen derselben sich bei der Befruchtung vereinigt haben;

2. oikologistische Erklärungen (Nachweis des Zwecks); z. B. die Farben und Gerüche der Blumen dienen zum Anlocken der Insekten;

3. systematisierende Erklärungen (Einordnung in eine bekannte Kategorie, wodurch die Voraussage weiterer Merkmale möglich wird); z. B. die Hydra ist ein Nesseltier. Daraus läßt sich folgern, daß sie aus Ektoderm und Entoderm besteht, Nesselzellen besitzt u. dgl.

<sup>1</sup> Manche Philosophen verlegen psychische Qualitäten schon in die tote Materie. Empedokles schrieb den Elementen »Liebe und Haß« zu bei ihrer Verbindung oder Trennung, Haeckel (Anthropogenie II, 1903. S. 942) spricht von »besetzten Atomen«, Schopenhauer sieht in jeder Kraftäußerung einen »Willen«. So sehr eine einheitliche Natur-auffassung durch die Annahme einer Allbeseelung erleichtert wird, darf doch nicht übersehen werden, daß die Beobachtungen in keiner Weise zu so weittragenden Schlüssen zwingen. Es ist viel wahrscheinlicher, daß die Psyche keine Ureigenschaft, sondern ein Entwicklungsprodukt der Materie ist; daß die Reizbarkeit als neue Qualität zuerst auftrat, als Eiweißkörper von der chemisch-physikalischen Zusammensetzung und der Struktur des Protoplasmas entstanden, denn die Eigenschaften der Körper hängen ganz allgemein von ihrer stofflichen Zusammensetzung und ihrer Struktur ab.

<sup>2</sup> Die oikologistische Betrachtungsweise wird auch wohl die teleologische genannt, doch sollte man von Teleologie nur sprechen bei Zurückführung

Lebensweise eines Tieres oder einer Pflanze ist man nur zu oft auf Vermutungen oder auf Analogieschlüsse angewiesen. Zuzugeben ist auch, daß eine Eigenschaft je nach den Umständen nützlich oder schädlich sein kann, wie z. B. ein großer Kopf für ein Kind als Zeichen eines großen Gehirns von Vorteil, als Geburtshindernis von Nachteil sein kann. Je genauer die normalen Lebensverhältnisse erkannt sind, desto seltener wird man jedoch im Zweifel sein, welche Bestimmung ein organisches Element hat, und ob es demgemäß als nützlich, schädlich oder indifferent zu beurteilen ist. Für die besterforschten Organismen, den Menschen und die Haustiere, ist die Zahl solcher Organe, deren Bedeutung im Körperhaushalt völlig rätselhaft ist, sehr klein, und wahrscheinlich gehören sie alle zu den rudimentären Organen und sind erst infolge von Rückbildung nutzlos geworden, wie die Ohrmuskeln und die Plica semilunaris des Auges. Ebenso klar ist auch, daß unsre Unkenntnis in irgendeinem speziellen Falle nichts gegen die Berechtigung der funktionellen Betrachtungsweise im allgemeinen besagt.

Ebenso bedeutungslos ist der oft erhobene Einwand (s. z. B. Krasan 1903, S. 34), mit dem Nachweis des Nutzens einer organischen Bildung sei nichts gewonnen, denn es sei nichts damit »erklärt«. Die Wissenschaft hat die Aufgabe, alle gesetzmäßigen Beziehungen der Naturobjekte darzustellen, dazu gehören nicht zum wenigsten diejenigen, welche auf das Leben fördernd oder hindernd einwirken.

Neuerdings hat Goette (1898) die Anpassungen als selbstverständliche Erscheinungen hingestellt, die sich mit Notwendigkeit aus den elementaren Naturkräften ergeben, wie etwa die bunten Farben des Regenbogens aus der Lichtbrechung, und die daher ohne Rücksicht auf den individuellen Nutzen zu betrachten sind. »Der Formenwechsel und die Anpassungen sind also lediglich eine notwendige Vorbedingung für die Existenz der Tierwelt, und der Vorgang im ganzen ist die Erscheinung einer Gesamtentwicklung, eines historischen Geschehens, dessen Ursachen nicht sowohl im individuellen Nutzen und in dem Kampf ums Dasein gegen andre Tiere zu suchen sind, als vielmehr in dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts (S. 26)«. »Aus dem Begriff der Anpassung ist ferner das Nutzlichkeitsprinzip ebenso wie ein unbedingtes Vervollkommenungsprinzip zu eliminieren,

nachgewiesen werden können. Wären sie nur in ganz geringer Zahl vorhanden, so könnte man sie als Zufälligkeiten ignorieren, denn da alles in der Welt der Veränderung unterworfen ist, so müssen vereinzelte Variationen nützlich sein. Die Häufung derselben in jedem Organismus aber bedarf der Erklärung. Wie man ein Gemälde oder eine Symphonie nicht allein durch Ätherwellen bzw. Luftschwingungen erklären kann, sondern die ästhetischen Gefühle des Menschen und die Zeitepoche zu berücksichtigen hat, wie man volles Verständnis für eine Maschine nicht gewinnt, wenn man bloß die in ihr wirkenden physikalischen Kräfte kennt, sondern erst dann, wenn man die Idee, von welcher sich der Erbauer leiten ließ, und den Zweck, den sie zu erfüllen hat, durchschaut, so darf ein Tier und eine Pflanze nicht bloß als ein Komplex chemisch-physikalischer Prozesse betrachtet werden, sondern sie müssen daneben biologisch als zweckmäßig konstruierte Glieder in der Kette des Naturganzen aufgefaßt werden. Von diesem Standpunkt aus hat uns Darwin durch seine Selektionslehre eine mechanische Erklärung für das Entstehen vieler Anpassungen gegeben, indem er zeigte, daß das Schicksal jedes Lebewesens nicht nur von den im Ei schlummernden oder durch die Nahrung zugeführten Spannkräften, sondern mit Notwendigkeit auch abhängt von zahllosen belebten und unbelebten Faktoren der Außenwelt, welche zusammen den »Kampf ums Dasein« bedingen. Da diese Faktoren selbst wieder in letzter Linie auf chemisch-physikalischen Kräften beruhen, so tritt diese Betrachtungsweise nie aus dem Rahmen der exakten Naturwissenschaft, sondern erhebt sich nur auf ein höheres Niveau, indem sie der Erkenntnis der direkt im Organismus wirkenden Ursachen diejenige der das Leben beeinflussenden äußeren Bedingungen hinzufügt.

Gegen die utilitaristische Betrachtungsweise wird häufig der Vorwurf erhoben, sie entbehre meist der exakten Begründung. Man begnüge sich in der Regel, für irgendeine Struktur oder Bildung die Möglichkeit eines bestimmten Nutzens auszudenken, um dann sofort zu schließen, daß sie auch tatsächlich diesem Zwecke diene. Bateson (s. o. S. 32) behauptet sogar: »Für jeden Variationsfall gibt es hundert Wege, auf denen er nützlich oder schädlich sein kann«. Dieser Vorwurf ist gewiß oft genug berechtigt, denn bei ungenügender Kenntnis der

des Lebens, zu welcher jeder Organismus befähigt ist, sondern nach der Vielseitigkeit der Lebensäußerungen, welche abhängt von der Höhe der Differenzierung. Es ist unbestreitbar, daß hiernach im allgemeinen eine Zunahme der Organisationshöhe im Laufe der phyletischen Entwicklung eingetreten ist, indem die Zahl der jeder Spezies zur Verfügung stehenden Anpassungen im Laufe der Zeit immer größer geworden ist.

---

**Zusammenfassung:** Der erste Einwand, daß die Organismen nur als kausale Komplexe zu studieren sind und ihre oikologistische Betrachtungsweise kein Forschungsproblem darstelle, ist nicht berechtigt. Gerade die Anpassungen; d. h. die das Leben des Individuums oder der Art fördern den Einrichtungen und Reaktionen, bilden einen Hauptunterschied zwischen den belebten und den toten Körpern. Von einer anorganischen Zweckmäßigkeit kann man nur reden, wenn man die leblose Materie in Beziehung bringt zu den Organismen, sie existiert jedoch nicht für die tote Körperwelt an sich, denn jede Deutung einer organischen Eigenschaft als »Anpassung« ist ein Werturteil, und ein solches ist ausgeschlossen für die unbelebten Zustände und Vorgänge. Diese können nicht höher oder niedriger bewertet werden, es sei denn, daß sie von Einfluß auf die Organismen sind. »Anpassung« ist ein spezifisch biologischer Begriff; er bedeutet nicht Erhaltung der Dauer irgend eines Zustandes, sondern Erhaltung des Lebens. Daher muß es eine Hauptaufgabe der deszendenztheoretischen Biologie sein, die Entstehung der Anpassungen verständlich zu machen.

### **Zweiter Einwand**

von Nägeli, Spencer, v. Hartmann, Wigand, Wundt, Eimer, Wolff, Emery, Henslow, Dreyer und vielen andern:

Der Darwinismus erklärt nicht den Ursprung der Variationen, sondern nur das Überleben der nützlichen Abänderungen.

Dieser Vorwurf ist dem Darwinismus sehr häufig gemacht worden, namentlich von seiten der Philosophen. Um nur einige Beispiele herauszutragen, so nennt E. v. Hartmann (1875, S. 94) den Kampf ums Dasein einen »Handlanger der Idee«, Wundt sieht in dem Prinzip der Auslese ein bloßes »Hilfsmoment der Artentwicklung«, Nägeli (1884, S. 18) vergleicht die Selektion mit einem Gärtner, welcher die Äste eines Baumes beschnüdet und dann von Kindern leicht für die eigentliche Ursache, daß sich Äste und Zweige bilden, gehalten wird. Er variiert immer wieder, bald in dieser, bald in jener Form seinen »Fundamenteleinwurf«, daß »die Zuchtwahl nichts Neues schaffen, sondern nur mit schon Vorhandenem, und zwar mit schon Nützlichem arbeiten kann«. Dreyer (1892, S. 76) erklärt die Selektion für einen äußerlichen, negativ-regulierenden, aber nicht innerlichen, positiv-konstruierenden Faktor, und H. de Vries (1901, S. 150) behauptet dasselbe mit den Worten: »daß Arten durch den Kampf ums Dasein und durch die natürliche Auslese nicht entstehen, sondern vergehen«. Endlich drücken viele Forscher den gleichen Gedanken kurz und bündig mit den Worten aus: »die Selektion wirkt nur negativ«.

Derartige Äußerungen tun der Tragweite und Bedeutung der Selektionslehre keinen Abbruch; aus ihnen folgt nur, daß sie nicht alles zu erklären vermag, sondern, wie jede andre Theorie, von gewissen Voraussetzungen ausgeht, deren Begründung sie der weiteren Forschung überläßt, die sie selbst aber auf Grund der Empirie als gesicherte Tatsachen ansieht. Diese Prämissen Darwins sind die Variabilität mit ihrem Material an erblichen Abänderungen und der Kampf ums Dasein infolge der von den belebten und unbelebten Kräften der Natur ausgehenden Gefahren und Angriffe. Obwohl er sich eingehend mit dem Ursprung der Variationen beschäftigt hat, vielleicht mehr als irgendein anderer Forscher vor ihm oder nach ihm, geht doch klar aus allen seinen Schriften hervor, daß er diese Frage für ungelöst hält. An der Existenz von Variationen hingegen ist nicht zu zweifeln, und sie müssen mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die Wohlfahrt des Tieres entweder nützlich, indifferent oder schädlich sein. Um allen Mißverständnissen vorzubeugen, hat er selbst an verschiedenen Stellen betont, daß die Variabilität durch die natürliche Zuchtwahl nicht er-

klärt wird. So sagt er z. B. in seinem Hauptwerk am Anfange des vierten Kapitels (S. 101): »Einige Schriftsteller haben den Ausdruck natürliche Zuchtwahl mißverstanden oder unpassend gefunden. Die einen haben selbst gemeint, natürliche Zuchtwahl führe zur Veränderlichkeit, während sie doch nur die Erhaltung solcher Abänderungen einschließt, welche dem Organismus in seinen eigentümlichen Lebensbeziehungen von Nutzen sind«, und in seinem Werke über das Variieren der Tiere und Pflanzen, II, S. 284, hebt er von der Naturauslese hervor: »ihre Tätigkeit hängt absolut ab von dem, was wir in unsrer Unkenntnis spontane oder zufällige Variabilität nennen«. Dann fährt er fort, indem er sich über das Verhältnis von Variabilität und Zuchtwahl äußert. Er nimmt an, ein Architekt habe aus sehr verschieden geformten Steinen, welche durch Absturz von einem Bergabhang entstanden sind, ein Haus zu bauen. Die Form eines jeden Steins ist durch Naturgesetze bestimmt. »Gelingt es unserm Architekten ein schönes Gebäude durch Benutzung der ungefähr keilförmigen Fragmente zu den Bogen, der längeren Steine zu den Säulen usw. aufzuführen, so würden wir seine Geschicklichkeit selbst in einem noch höheren Grade bewundern, als wenn er für diesen Zweck geformte Steine benutzt hätte. Dasselbe gilt für die Zuchtwahl, mag sie der Mensch oder die Natur angewendet haben. Denn ist auch die Variabilität unentbehrlich notwendig, so sinkt, wenn wir einige sehr komplizierte und ausgezeichnet angepaßte Organismen betrachten, die Variabilität in eine völlig untergeordnete Stellung hinsichtlich ihrer Bedeutung im Vergleich zur Zuchtwahl, in derselben Weise, wie die Form eines jeden Fragments, welches unser angenommener Architekt benutzt hat, im Vergleich zu seiner Geschicklichkeit bedeutungslos ist.« In seinem dem Lamarckismus gewidmeten Kapitel 23 (Var. II) schreibt Darwin (S. 311): »Die direkte Einwirkung der Lebensbedingungen, mögen sie zu bestimmten oder unbestimmten Resultaten führen, ist eine von den Wirkungen der natürlichen Zuchtwahl vollständig verschiedene Betrachtung; denn natürliche Zuchtwahl hängt von dem Überleben der unter verschiedenen und komplizierten Umständen am besten angepaßten Individuen ab, hat aber durchaus gar keine Beziehung zu der primären Ursache irgend einer Modifikation des Baues.«

Solehe Zitate, deren Zahl<sup>1</sup> noch leicht vermehrt werden konnte, beweisen klar, daß Darwin nie behauptet hat, daß die Selektion den Ursprung der Variationen erkläre, sondern daß er vollständig einsah, daß die Variabilität das Primäre, die Zuchtwahl das Sekundäre ist. Dasselbe gilt für Wallaee, Haeekel, C. Vogt, Weismann, Romanes, Jäger, Roux und viele andre, welche sich um den Ausbau des Darwinismus verdient gemacht haben. Mir ist von wirklichen Forschern nicht einer bekannt, welcher dieses leicht zu durchschauende Verhältnis von Variabilität zu Selektion verkehrt aufgefaßt hätte. Dagegen will ich gern zugeben, daß in der Flut von populären Schriften, welche sich mit der »Affenabstammung des Menschen« beschäftigen, manche in dieser Hinsicht übers Ziel hinausgeschossen haben. Der obige Einwand ist also in Wirklichkeit gar keiner, sondern besagt nur das, was Darwin und seine Nachfolger selbst behauptet haben. Bei dieser Sachlage bleiben aber noch drei Fragen zu beantworten übrig:

1. Welche Rolle spielt innerhalb des Evolutionsproblems die Variabilität im Vergleich mit der Zuchtwahl?
2. Zugegeben, daß die Selektion nur eliminierend wirkt, kann man dann mit Recht behaupten, sie sei bloß ein negativer Faktor und schaffe nichts Positives?
3. Sind nahverwandte Arten immer oder meistens durch eine oder durch mehrere Anpassungen voneinander unterschieden? Erklärt also die Selektion den »Ursprung der Arten«?

Was die erste Frage betrifft, so ist die ganze Skala der Anschauungen von einem Extrem bis zum andern vertreten worden. Diejenigen Forscher, welche wie Darwin, Wallaee und Weismann die ganze Deszendenzlehre unter dem Gesichtswinkel der Anpassungen betrachten, bewerten die Selektion ungleich höher als die Variabilität. Für Darwin ist sie, wie obiges Zitat zeigt, der Architekt der Natur, welcher aus dem Massenmaterial der Variationen diejenigen ausliest, mit denen

<sup>1</sup> Siehe die Anmerkung am Schlusse dieses Einwandes, und Darwin, Var. II, die ersten Sätze von Kap. 20

sich der Wunderbau der organischen Anpassungen aufführen läßt, und Weismann prägte das viel angefeindete Wort von der »Allmacht der Naturzüchtung«. Auf der andern Seite stehen diejenigen Forscher, welche sich in erster Linie für die Veränderungsfähigkeit der Organismen interessieren und hierin den Kernpunkt des Evolutionsproblems sehen. Sie erklären: die Frage nach dem Ursprunge der Abänderungen ist ungleich wichtiger als diejenige, welche Variationen erhalten bleiben; jene stellt das eigentliche Problem dar, diese ist nur von untergeordneter Bedeutung. In diesem Sinne geht z. B. Wolff (1898, S. 37) sogar so weit, zu behaupten: »Wenn gezeigt ist, daß die Theorie von der Auslese des Bessern nichts erklärt, so hat die Frage, ob eine solche Auslese überhaupt stattfindet, nur ein sehr untergeordnetes Interesse«. Es ist ohne weitere Beweisführung klar, daß beide Standpunkte ihre Berechtigung haben und sich nicht gegenseitig ausschließen. Die Erklärung der Variationen im allgemeinen ist das einfachere Problem, und alle Fortschritte nach dieser Richtung, wie sie namentlich die in jüngster Zeit neu aufblühende experimentelle Zoologie (Roux) und Botanik (Goebel, Klebs) gezeigt haben, sind mit Freuden zu begrüßen. Die Erklärung der Anpassungen ist das kompliziertere Problem und dasjenige, dessen Lösung Darwin erstrebte. Wer ihm gerecht werden will, muß sich daher zunächst einmal auf seinen Standpunkt stellen und obige Frage so formulieren: Welche Rolle spielt bei der Erklärung der Anpassungen die Variabilität im Vergleich mit der Zuchtwahl? Ist die eine höher zu bewerten als die andre?

Die Antwort ist nicht schwer zu geben. Es handelt sich um den alten Streit, ob die direkte Ursache einer Erscheinung oder ob eine oder mehrere Bedingungen für das Inkrafttreten der Ursache wichtiger sind. Der Streit ist offenbar müßig, denn beide sind gleich wichtig, weil beide zusammenwirken müssen. Wenn ein Körper von einer schiefen Ebene hinabgleitet, so ist die Schwerkraft die direkte Ursache, aber die Neigung und die glatte Oberfläche der Unterlage sind die notwendigen Bedingungen zu ihrer Betätigung, und ohne daß beide zusammentreffen, kommt der Körper nicht ins Gleiten. In der organischen Natur ist das Problem der Probleme die

Zweckmaßigkeit. Diese zu einer Fundamenteigenschaft der organischen Substanz zu erheben, wie die Vitalisten es wollen, geht nicht an, weil es zahllose Unvollkommenheiten und indifferente Merkmale gibt, welche beweisen, daß das organische Geschehen nicht immer Zweckmäßiges erzeugt. Das Lamarcksche Prinzip des Gebrauchs kommt höchstens in Frage für die aktiven Anpassungen, und ich werde im Schlußkapitel dartun, daß es allein für sich, ohne Mitwirkung der Selektion, nicht einmal zur Erklärung vieler funktioneller Anpassungen ausreicht. Ebensowenig kann man komplizierte Anpassungen, etwa Sinnesorgane, ausschließlich erklären aus dem regellosen Wechsel der physikalisch-chemischen Reize der Außenwelt. Wenn nun trotzdem die Anpassungen die Organismen in erster Linie beherrschen, so kann dies nur die Folge besonderer Bedingungen sein, welche Darwin in dem Kampf ums Dasein und der Selektion nachgewiesen hat, und die als solche für die Erklärung der Anpassungen ebenso wichtig sind wie die Faktoren, welche die Variabilität veranlassen. Ähnlich liegen die Verhältnisse für die Erzeugnisse der menschlichen Industrie, deren rapide Fortschritte direkt auf dem Erkenntnisvermögen, indirekt auf der Konkurrenz beruhen. Niemand wird behaupten, daß die Vollkommenung der Automobile nur eine Folge der Wettfahrten und der Konkurrenz sei, aber ebenso irrig wäre es, die große Bedeutung des Wettbewerbs, welcher beständig zu neuem Nachdenken und neuen Versuchen zwingt, zu leugnen. Im übrigen sind Variabilität und Selektion inkommensurable Größen; sie entbehren eines gemeinsamen Maßstabs und können daher in Einzelheiten nicht miteinander verglichen werden. Man kann demnach nur sagen: Für die Entstehung der Anpassungen sind drei Faktoren von der gleichen fundamentalen Bedeutung: die Variabilität, welche eine Fülle von Abänderungen, brauchbaren und unbrauchbaren, schafft; die Selektion, welche die nutzlichen ausliest; und die Vererbung, welche sie festhält.

Unsre zweite Frage lautete: Ist die Zuchtwahl nur als ein negativer Faktor anzusehen, oder schafft sie auch positiv? Soll der Ausdruck «positiv schaffen» einen Sinn haben, so kann damit nur gemeint sein, daß die Selektion Zustände schafft, welche ohne ihr Vorhandensein fehlen würden. Wenn ich mir auf dem Tempelhofe

Felde alle jungen Männer von 18—20 Jahren, welche in Berlin leben, vereinigt denke, einschließlich aller Kranken, Krüppel und Idioten, und wenn ich dann mit dieser Schar die frischen Gestalten unserer Regimenter bei der Frühjahrsparade vergleiche, so leuchtet jedem ein, was sich durch Auslese erreichen läßt, und daß diese »positiv« zu wirken vermag. Nehme ich eine ähnliche Auslese auch für den weiblichen Teil der Bevölkerung an und lasse ferner nur die so auserwählten Männer und Frauen zur Fortpflanzung gelangen, so wird sich der positive Einfluß dieser Maßnahme bei der nächsten Generation auf das deutlichste offenbaren und indirekt auch auf die späteren einwirken. Welche Erfolge hat nicht die Zuchtwahl bei den domestizierten Tieren und Pflanzen aufzuweisen, die ohne sie nie erreicht worden wären! Solche Behauptungen, wie sie Johannsen (1909) wiederholt aufstellt: »Selektion produziert nichts«; sie »rottet nur aus, sie schafft Platz«, zeugen entweder von Gedankenlosigkeit, oder sie beweisen eine außerordentliche biologische Kurzsichtigkeit. Ganz mit Recht schreiben die Vettern Sarasin (1899, S. 239): »Die Wirkung der Auslese sehen wir in dem in jeder Periode der Erdgeschichte vorhandenen Mosaik von Lebewesen.« Hinzuzufügen ist diesem Satz nur noch: da jedes Mosaik einer Periode abhängt von dem der vorhergehenden, so ist es klar, daß jeder Eliminationsprozeß nicht nur auf die Gegenwart einwirkt, sondern in Wahrheit die ganze Zukunft beeinflußt. So wie ein Baum in seiner Gestalt von dem Schnitt abhängt, welcher seinen Ästen in der Jugend gegeben wird, so wirkt jede Elimination von Arten auf alle späteren Generationen ein, nicht nur in dem Sinne, daß die vernichteten Formen fehlen, sondern auch dadurch, daß die Überlebenden sich ganz anders weiterentwickeln konnten. Jede Elimination hat eine prospektive Bedeutung und ist daher positiv wirksam. Eine gute Illustration hierzu liefert ein Vergleich der tropischen und der europäischen Flora. Die erstere ist ausgezeichnet durch einen ungeheueren Reichtum an Holzgewächsen, Bäumen und Sträuchern, denen gegenüber die Zahl der krautartigen Pflanzen ganz zurücktritt. Allein auf Java wachsen ungefähr 1500 wildwachsende Baumarten. In den gemäßigten Gebieten der Erde ist es umgekehrt, weil nur wenige Arten die Fähigkeit hatten, oberirdisch die Winterkälte zu überstehen. Alle übrigen Holz-

gewächse wurden ausgemerzt, als am Schlusse der Tertiärzeit das Klima Europas kalter und kälter wurde. Die Krauter hingegen, welche als Samen oder unterirdische Wurzeln und Knollen überwintern, konnten sich um so ungehinderter entwickeln. Eine solche Wirkung des Kampfes ums Dasein kann man nur als positiv bezeichnen.

Dazu kommen zwei weitere Wirkungen der Selektion: sie addiert zunächst von den zahllosen zufällig entstehenden Variationen diejenigen, welche in bestimmten nützlichen Richtungen liegen und ermöglicht so die Entstehung komplizierter Anpassungen. Ein Auge oder eine ausgesprochene Schutzfärbung ist im Laufe langer Zeiträume durch Summierung zahlreicher kleiner Verbesserungen entstanden, und diese hätte nie erfolgen können ohne Selektion. Die Auslese wirkt in diesem Sinne positiv und weiter auch darin, daß sie auf jeder phyletischen Stufe den richtigen Komplex von Merkmalen zusammenhält. Besteht eine Anpassung aus den Elementen *a*—*f* und kann die nächste Stufe der Verbesserung nur durch Hinzufügen von *g* erreicht werden, so erhält die Selektion die Eigenschaften *a*—*f*, welche ebenfalls beständig variieren, in der richtigen Kombination und fügt *g* bei nächster Gelegenheit hinzu. Da die meisten Anpassungen aus zahlreichen Elementen bestehen, so ist es keine ungenaue Ausdrucksweise, wenn man sagt, sie seien durch Selektion entstanden.

Drittens fragten wir: Sind nahverwandte Arten immer oder meistens durch eine oder durch mehrere Anpassungen voneinander unterschieden? Erklärt also die Theorie der natürlichen Auslese den »Ursprung der Arten«?

Die Antwort kann nur verneinend lauten. Mit Recht ist Darwin wiederholt getadelt worden, daß er sein Hauptwerk »Über den Ursprung der Arten« betitelte. Wie Romanes (1895, S. 185 ff.) vortrefflich ausgeführt hat, bietet die Selektionstheorie nur eine Erklärung für die adaptiven Artmerkmale, aber nicht für die indifferenten Charaktere, auf denen sehr häufig die Trennung nahverwandter Spezies beruht. Man darf aber nicht vergessen, daß Darwin von der Ansicht ausging, daß an sich indifferente Merkmale nicht selten korrelativ mit nützlichen verbunden sind (z. B. eine bestimmte Hautfarbe mit Immunität gegen gewisse Erkrankungen). Immerhin sind genug Eigenschaften

bekannt, denen man selbst bei genauer Kenntnis der Biologie keinen Nutzen zuschreiben kann (Stirnfleck des Löwen). Es wäre daher, wie schon v. Hartmann (1875, S. 4) bemerkt, ohne Zweifel richtiger gewesen, dem Werke die Überschrift »Über den Ursprung der Anpassungen« zu geben, denn viele Mißverständnisse wären hierdurch vermieden worden. Gegenwärtig fällt dieser zu weit greifende Titel weniger ins Gewicht, da man annehmen kann, daß in dem fünfzigjährigen Kampf der Meinungen wenigstens dieser Kardinalpunkt geklärt ist. Auf die Ansichten von Wallace, daß alle spezifischen Merkmale adaptiver Natur sind, gehe ich erst später bei der Erörterung der Tragweite des Selektionsprinzips kurz ein. Zuzugeben ist auch, daß Darwin anfangs die Bedeutung der Auslese überschätzt hat; je älter er wurde, desto mehr sah er ein, daß sie nur ein Faktor der Artumwandlung neben vielen andern ist. Wer will es dem Meister verübeln, wenn er in der Wertschätzung des von ihm entdeckten Prinzips stellenweise zu weit geht, oder wenn er nicht selten, um kurz zu sein, von ihm in bildlicher Ausdrucksweise wie von einem persönlichen Faktor<sup>1</sup> spricht!

**Zusammenfassung:** Der zweite Einwand, daß der Darwinismus nicht den Ursprung der Variationen, sondern nur das Überleben der nützlichen Abänderungen erklärt, ist kein Argument gegen die Selektionstheorie, da er nur das besagt, was diese selbst behauptet. Gibt man ihm die Form, daß man sagt, für die Erklärung der Anpassungen sei die Erkenntnis der Variationsursachen wichtiger als diejenige des Eliminationsprozesses, so verfällt man in einen Irrtum, denn beide sind gleich wichtig. Ebenso unrichtig

---

<sup>1</sup> So spricht Darwin z. B. in Variieren I, S. 7, von der »fortgesetzten Erzeugung neuer Formen durch natürliche Zuchtwahl«, aber auf derselben Seite hebt er hervor: »Der Kürze wegen spreche ich zuweilen von der natürlichen Zuchtwahl, wie von einem geistigen Vermögen, in derselben Weise wie die Astronomen von der Gravitation sprechen, welche die Bewegungen der Planeten dirigiere, oder wie Landwirte davon sprechen, daß der Mensch die Haustierrassen durch sein Zuchtwahlvermögen hervorbringe. In dem einen wie in dem andern Falle ist durch die Zuchtwahl nichts ohne die Variabilität zu erreichen, und diese hängt in irgendeiner Weise von der Einwirkung der umgebenden Verhältnisse auf den Organismus ab.«

ist es, die Selektion als einen nur negativ wirkenden Faktor anzusehen, denn jede Elimination hat eine prospektive Bedeutung.

### Dritter Einwand

von Wigand (1874, S. 93, 204), Nägeli (1884, S. 360), Pfeffer (1894, S. 19), Kassowitz (1899, S. 120ff.), Reinke (1899, S. 363) und andern:

Darwin begründet die natürliche Zuchtwahl mit der künstlichen, beide Vorgänge sind aber so verschieden, daß man aus dem einen keine Schlüsse, die für den andern Gültigkeit haben, ziehen kann.

Dieser Einwand ist ohne Zweifel bis zu einem gewissen Grade berechtigt. Zwischen der natürlichen und der künstlichen Zuchtwahl bestehen gewisse Unterschiede, beide arbeiten mit verschiedenen Mitteln und unter differenten Bedingungen und erzielen daher abweichende Resultate. Da aber das Objekt in beiden Fällen das gleiche ist, nämlich der tierische oder pflanzliche Organismus, und da auch die Wirkungsweise beider Selektionsformen im Prinzip dieselbe ist, insofern nur solche Individuen zur Fortpflanzung gelangen, welche gewissen Anforderungen genügen, so lassen sich wertvolle Erfahrungen auf dem einen Gebiete sammeln und dann auf das andre übertragen. Beide Formen der Auslese sind offenbar sehr ähnliche Prozesse, deren charakteristische Merkmale und deren Gegensätze zueinander aus der folgenden Tabelle zu ersehen sind, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Merkmale und Resultate der natürlichen Zuchtwahl nicht so sicher beobachtet werden können, wie diejenigen der künstlichen.

#### A. Künstliche Zuchtwahl des Menschen

1. beruht auf dem Willen und der Intelligenz des Züchters (abgesehen von den selteneren Fällen der »unbewußten Zuchtung«, siehe Darwin, Entstehung, S. 53 und Var II, S. 240) und verfolgt ein bestimmtes Ziel durch planmäßige Verbesserung gewisser Charaktere (Veredelungsauslese). Darwin nennt sie daher auch »methodische Zuchtwahl.«

Plate Darwinsches Selektionsprinzip 4. Aufl.

#### B. Naturliche Zuchtwahl, bewirkt durch den Kampf ums Dasein,

beruht auf dem willen- und vernunftlosen Zusammenwirken von belebten und unbelebten Naturkräften. Ein Ziel ist nicht vorhanden, sondern je nach den äußeren Verhältnissen kann die Organisation allmählich komplizierter oder auch einfacher (manche Parasiten) werden.

2. besteht in einer Erwählung, Elektion, der besten Individuen zur Fortpflanzung, welche möglichst ausgeprägte Charaktere zeigen, aber meist nur in geringer Anzahl vorhanden sind.	besteht in der Ausmerzung, Elimination, der minderwertigen Individuen, wodurch die besser organisierten allein zur Fortpflanzung übrig bleiben. Dabei handelt es sich meist um geringfügige Unterschiede, die bei zahlreichen Individuen einer Rasse vorkommen.
3. Völlige Isolation (Reinzucht) der ausgelesenen Individuen fast immer vorhanden.	Reinzucht der besser organisierten Varietät vielfach erschwert durch die Möglichkeit einer Kreuzung mit der Stammform, da deren Elimination längere Zeit währt.
4. führt häufig zu unzweckmäßigen und exzessiven Bildungen oder zu krankhaften Dispositionen, so daß die Gesamtkonstitution darunter leidet.	bewirkt keine Störung der Gesamtorganisation, sondern nur Verbesserungen (Anpassungen).
5. führt verhältnismäßig sehr rasch zu neuen Formen.	führt vermutlich sehr langsam zu neuen Arten, denn sonst müßte das Auftreten solcher neuer Formen häufiger beobachtet werden.
6. Die Kulturrassen einer Art bleiben in der Regel untereinander und mit der Stammform fruchtbar und kreuzen sich bei Gelegenheit.	Viele natürliche Rassen (Pluralvariationen) schließen sich im Laufe der Zeit gegeneinander ab, sodaß keine Kreuzungen eintreten, durch Ausbildung von sexueller, ökologischer oder geographischer Isolation (vgl. Kap. IV, Isolationsmittel). Sind aus ihnen getrennte Arten geworden, so sind sie in der Regel untereinander unfruchtbar.

Die hier aufgeführten Unterschiede sind von vielen Forschern übertrieben worden, um daraus einen prinzipiellen Gegensatz zwischen beiden Selektionsformen und damit den obigen Einwand abzuleiten. In Wahrheit fehlen aber scharfe Unterschiede, wenn man davon absieht, daß in dem einen Falle der Mensch, in dem andern die freie Natur die Zuchtwahl veranlaßt. Ich lasse zum Beweise noch einige erläuternde Zusätze folgen.

Ad. 1. Die »unbewußte künstliche Zuchtwahl« steht der natürlichen offenbar sehr nahe, denn hier fehlen Absicht und Ziel des Züchters. Auf der einfachsten Stufe der Domestikation, wenn der Mensch irgend eine Tier- oder Pflanzenart in seiner Nähe hält, nur weil sie sein Auge erfreut oder ihn sonstwie belustigt, findet eine unbewußte Auslese

statt, indem nur diejenigen Individuen, welche die neue Umgebung, die veränderte Ernährung und die Lebensweise des Menschen (Ackerbauern oder Nomade, Jäger oder Fischer) zu ertragen vermochten, zur Fortpflanzung gelangten. Daß die unbewußte Zuchtwahl bei unseren Kulturpflanzen und -Tieren andauernd eine große Rolle spielt, haben Darwin (Var. II S. 240—247) und neuerdings Fruwirth (1905, S. 202) überzeugend ausgeführt. Ein Analogon zu dieser unbewußten Zuchtwahl des Menschen kehrt in der »Amical-Selection« (Wasmann) der Ameisen und Termiten wieder, wenn nämlich diese sozialen Insekten gewisse Käfer und Fliegen züchten und dabei unbewußt diejenigen bevorzugen, deren Sekrete ihnen am meisten zusagen. Vgl. hierzu Kap. II, II. — Reinke (1899, S. 375) meint, die natürliche und die künstliche Selektion wären nicht einmal analog, »denn in dieser wird die Richtung der Abänderung durch den Willen des Zuchters vorgezeichnet, während jener ein solcher richtender Einfluß keineswegs innewohnt«. Es ist klar, daß ein richtender Einfluß auch der natürlichen Zuchtwahl nicht abgeht, indem der Nutzen und die Tendenz, den jeweiligen Lebensbedingungen sich möglichst anzupassen, die Basis der Weiterentwicklung bestimmt.

Ad. 2. Pfeffer (1894, S. 19) sieht einen Gegensatz darin, daß der Zuchter positiv zum Leben, der Kampf ums Dasein negativ zum Sterben auswählt, und ähnlich drucken sich Emery (1893, S. 417), Ortmann (1896, S. 179) und de Vries (1901, S. 150, siehe das Zitat auf Seite 41) aus. Dieser Gegensatz besteht nur scheinbar, denn erstens überliest der Zuchter diejenigen Tiere oder Pflanzen, welche zur Zucht nicht verwandt werden sollen, in der Regel einem künstlichen Tode, und zwar immer, wenn er zielbewußt auf die Verbesserung der Rasse hinarbeitet, und wirkt also dadurch negativ eliminierend, und zweitens ist es klar, daß der Kampf ums Dasein durch Vernichtung eines Teils der Individuen den Rest positiv zum Leben auswählt. Es bleibt also nur ein rein äußerlicher Unterschied in der Zeitfolge übrig: der Mensch liest zuerst aus und eliminiert darauf, während die Natur erst tötet und dadurch auswählt. Drittens kommt auch in der freien Natur eine positive Auslese zuweilen vor. Siehe darüber Kap. II, II bei »eigentlicher Selektion« — De Vries (1906, S. 489)

will den Begriff »Elektion« beschränken auf eine Auslese der besten Individuen innerhalb einer Unterart (elementaren Art, erblichen Variation), während er die Auslese der besten Unterart aus vielen verwandten Unterarten als Selektion bezeichnet. Diese Unterscheidungen sind nicht glücklich und müssen zu Mißverständnissen führen. Der Vorgang der Elektion bleibt derselbe, ob er innerhalb einer Rasse oder zwischen verschiedenen Rassen ausgeführt wird, und deshalb darf dieser allgemeine Begrift nicht auf einen Spezialfall eingeengt werden.

Ad. 3. Völlige Reinzucht ist zwar das Ideal des Züchters, aber es wird häufig nicht erreicht, z. B. wenn die schädlichen Folgen der Inzucht den Züchter zwingen, zur Blutauffrischung eine neue Rasse oder die alte Stammform zu benutzen, oder wenn bei Pflanzen die ausgewählten Exemplare sich nicht ausschließlich unter sich befruchten, sondern wenn Wind oder Insekten den Pollen von verwandten, in der Nähe wachsenden Rassen gelegentlich herbeiführen, was als »Vizinismus« bezeichnet wird.

Ad. 4. Unzweckmäßige Domestikationserscheinungen sind z. B. bei Hühnern: die das Auge verdeckende Haube mancher Houdans (Fig. 14b), der Paduaner und der Holländer (Holländer Weißhauben = Polen, Fig. 14d); der riesige Kamm der Minorcas, welcher bei den Hennen über das eine Auge fällt und das Sehen behindert; die Beinfedern (Hosen) der Cochins (Fig. 14c) und Brahmias; die bruchartige Gehirnausstülpung mancher Haubenhühner, welche zuweilen apoplektische Zustände veranlaßt; der Verlust des Brutinstinkts mancher Rassen; die umgebogenen Federn der Strupphühner, wodurch die Haut bloßgelegt und dem Regen ausgesetzt wird. Ferner bei Tauben: Beinfedern mancher Rassen, die enormen blumenkohlartigen Schnabelwarzen mancher türkischer Tauben. Bei Kanarien (Norwich-Rasse): Kopfhaube, welche die Augen fast völlig verdeckt, wobei nicht selten Blindheit auftritt (Fig. 15d). Bei Schweinen und Rindern die Seuchenempfänglichkeit mancher hochgezüchteten Rassen. Gefüllte Blüten und kernlose Früchte bei Pflanzen. Anderseits sind unzweckmäßige und exzessive Bildungen aber auch bei Wildformen weit verbreitet (siehe Register).



Fig. 14. Hühnerrassen nach Romanes. *a* Rosenkamm eines Hamburger Hahns; *b* Houdan; *c* Cochin; *d* Polnische Rasse; *e* Italiener; *f* Silbersprenglicher Hamburger ♂ und ♀, *g* Malax.



Fig. 15. Kulturrassen des Kanarienvogels nach Romanes. a Wildform; b rein gelb; c Lizard (wegen der schuppenartigen Federzeichnung); d Norwich-Rasse mit Kopfhaube.

Ad. 5. De Vries (1901, S. 65) erwähnt folgende charakteristische Beispiele: Lévéque de Vilmorin hat die wilde Mohrrübe (*Daucus carota*) in drei bis fünf Generationen so weit gebracht, daß die Wurzeln ebenso fleischig und ebenso als Gemüse zu brauchen waren, wie bei den gewöhnlichen Kulturformen. Ebenso hat Carrière in fünf Jahren aus den wilden Radies mit kleinen, nicht eßbaren Wurzeln eine als Gemüse brauchbare Form mit Ruben von 300—600 g gewonnen. Der Kanarienvogel ist nachweislich um 1550 nach Europa gebracht worden und hat sich seit jener Zeit in ungefähr 15 gut unterschiedene Rassen (Fig. 15) gespalten. Die Pflanzenzüchter, besonders die Gärtner, haben eine enorme Menge von neuen Sorten dadurch erzeugt, daß sie durch Kreuzung die Merkmale von zwei und mehr geographischen Rassen in der verschiedensten Weise kombinierten. Die Natur vermag, abgesehen von Ausnahmefällen, letzteres Mittel nicht zu verwerten, und da sie auch die Auslese nicht so scharf durchführen kann, wie der Mensch, so arbeitet sie viel langsamer.

Man könnte glauben, daß die schnelleren Leistungen der künstlichen Zuchtwahl auf einer größeren Variabilität der Kulturarten beruhen. Darwin vertrat die Ansicht, daß die Kulturformen starker variieren als die wilden Arten, weil sie durch den Menschen in sehr verschiedene Lebensbedingungen geraten und dadurch den mannigfachsten Reizen ausgesetzt werden. Tatsächlich sind ja das Hauspferd, die zahme Maus, der gezähmte Kanarienvogel viel variabler als die zugehörigen Wildtiere. Betrachten wir aber solche wilde Arten, welche eine sehr große Verbreitung haben und daher sehr wechselnden Einflüssen ausgesetzt sind, wie z. B. den Steinbock, den Panther, die *Lacerta muralis*, die Forelle, die Karausche, so finden wir so viele deutliche Varietäten, daß die Systematiker daraus ebensoviele Arten machen. Die Tatsache des größeren Reichtums von Kulturrassen findet ihre Erklärung darin, daß der Mensch sehr häufig monstrose, halbpathologische Variationen erhält, welche in der freien Natur nicht existenzfähig wären, und daß er durch planmäßige Rassenkreuzung sehr viele Neukombinationen der Merkmale schafft. Man darf aber aus jener Tatsache nicht schließen, daß die Variabilität der Kulturarten an sich größer ist, denn wir kennen viele völlig konstante Rassen unter den Haustieren und Kulturgewächsen.

Die Variabilität ist bei beiden gleich<sup>1</sup>, aber der Mensch nutzt sie besser und rascher aus als die Natur und erzielt dadurch schnellere Erfolge.

Ad: 6. Zuweilen sind auch Varietäten derselben Kulturspezies untereinander unfruchtbar, z. B. einige Rassen des *Mays* und von *Cucurbita*, oder sie sind so verschieden, daß eine Kreuzung schon aus mechanischen Gründen unmöglich ist (Wachtelhündchen und Bulldogge). Anderseits gelingt es sehr häufig, natürliche Varietäten in der Gefangenschaft zu fruchtbarener Paarung zu bringen (vgl. Standfuß 1905, S. 13), und wenn in der Natur keine Bastarde von ihnen wahrgenommen werden, so liegt dies entweder an ihrer geographischen oder biologischen Isolation, oder daran, daß sie nach dem Pisumtypus mendeln (s. Vbgl. § 18). So zeigte Doncaster, daß die helle var. *lacticolor* des Stachelbeerspanners (*Abraxas grossulariata*) sich rezessiv gegenüber der Stammform verhält; der Bastard ist also als solcher nicht kenntlich, sondern sieht genau so aus wie die Stammform (Fig. 16).

Das Fehlen von Zwischenformen zwischen zwei natürlichen Varietäten, welche in einem Merkmalspaar verschieden sind, beweist also nicht, daß sie sexuell isoliert sind, denn der Pisumtypus ist, namentlich bei Tieren, die häufigste Vererbungsregel. Die vielen Züchtungen der letzten Jahre zeigen deutlich, daß die Kreuzungen zwischen Kulturrassen und diejenigen zwischen natürlichen Varietäten sich in der Fruchtbarkeit nicht unterscheiden.

Immerhin ist es sehr auffällig, daß Kulturrassen derselben Art so verschieden sein können, daß man sie, wenn sie wild vorkämen, in verschiedene Gattungen oder gar Familien einreihen würde, und daß sie trotzdem völlig fruchtbar bleiben, während Bastarde nahe verwandter Wildarten — wenn solche überhaupt zu erzielen sind — meist sofort steril sind oder es nach wenigen Generationen werden. Darwin hat sich viel mit dieser Frage beschäftigt, und wer Näheres über diesen Punkt zu erfahren wünscht, sei auf Variieren, Bd. II, Kap. 19, namentlich auf den Schluß dieses Abschnitts (S. 216ff.) und auf ebd. S. 465

<sup>1</sup> Darwin dachte ebenso, wie der Satz beweist (Var. II, S. 402, engl. Ausgabe): »... we may infer, that all natural species, if exposed to analogous conditions [as the domesticated forms] would, on an average, vary to the same degree.«

hingewiesen. Darwins Gedankengang ist im wesentlichen folgender. Erstens hängt Fruchtbarkeit bzw. Unfruchtbarkeit zweier verwandter Formen ab von der »sexuellen Konstitution«, ohne daß die näheren



Fig. 16 Kreuzungen zwischen dem Stachelbeerspanner *Abraxas grossularia* und seiner helleren var. *lacticolor*. Nach einem Präparat des Phyletischen Museums in Jena.

Gründe sich hierfür angeben ließen, ist aber kein scharfes systematisches Kriterium. Es spricht sich darin nur ein physiologischer Unterschied aus, wie in ähnlicher Weise etwa zwei nahe verwandte Formen auf dasselbe Gift gleich oder ungleich reagieren können. Unfruchtbarkeit wird oft genug zwischen Individuen derselben Varietät beobachtet

und tritt sehr oft ein bei Inzucht, also bei zu naher Verwandtschaft. Bei manchen Tieren ist das Genitalsystem so empfindlich, daß die geringste Störung ihrer Lebensweise sie unfruchtbar macht, z. B. wenn sie gefangen gehalten werden (so fast immer beim Elefanten). Andre Organismen sind in dieser Hinsicht sehr widerstandsfähig. Zur Domestikation und Kultur eignen sich nur solche Tiere und Pflanzen, welche trotz der wechselndsten Bedingungen unter der Obhut des Menschen ihre Fortpflanzungskraft ungeschwächt erhalten, also eine sehr robuste sexuelle Konstitution besitzen. Alle andern werden von vornherein verworfen. Daher bleiben die Haustiere und Kulturpflanzen auch untereinander fruchtbar, nachdem der Mensch sie durch künstliche Zuchtwahl in stark divergierende Rassen gespalten hat. Dieser Gedankengang befriedigt mich nicht, denn der Einwand liegt nahe (Plate, 1909, S. 13), daß dann auch manche Wildarten dieselbe robuste Konstitution besitzen und trotz beträchtlicher morphologischer Unterschiede dauernd fruchtbar sein müßten; was nicht zutrifft.

Daher halte ich die Erklärung von Pallas für richtiger, daß die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen der domestizierten Tiere eine Divergenz der sexuellen Affinität meist nicht aufkommen läßt, selbst bei beträchtlichen morphologischen Gegensätzen, ja daß diese Ähnlichkeit sogar imstande ist, eine ursprüngliche vorhandene Abneigung sekundär aufzuheben. Da viele Haustiere (Hund, Rind, Schaf, Schwein) polyphyletischer Herkunft sind, so werden die von verschiedenen Wildformen abstammenden Rassen (z. B. bei Hunden die Nachkommen der Schakale und diejenigen der Wölfe) zuerst nicht miteinander kopuliert haben. Später werden sie sich im gezähmten Zustande aneinander gewöhnt haben, wie wir häufig in zoologischen Gärten sehen, daß ganz verschiedene Arten, welche in der Freiheit nie sich kreuzen würden, Bastarde erzeugen. Die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen mag in manchen Fällen auch die chemisch-physikalische Konstitution der Keimzellen in gleicher Weise beeinflußt und dadurch eine dauernde Fruchtbarkeit polyphyletischer Rassen hervorgerufen haben. Möglicherweise aber waren die Stammformen nur psychisch und biologisch einander entfremdet, da ja z. B. Wolf und Schakal sicherlich von einem

Vorfahren sich ableiten, und die Affinität der Keimzellen auf Grund dieser gemeinsamen Wurzel ungeschwächt vorhanden gewesen sein kann.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß keine scharfen Grenzen zwischen der Wirkungsweise der künstlichen und der natürlichen Selektion existieren, und daß Darwin sehr im Rechte war, wenn er diese nach jener beurteilte. Der außerordentliche Wert der künstlichen Züchtung besteht darin, daß sie erstens zeigt, daß durch sukzessive Auslese eine allmähliche Steigerung der Charaktere nach bestimmten Richtungen hin überhaupt möglich ist, und daß sie zweitens uns ein reiches Erfahrungsmaterial über Variabilität, Vererbung und den Einfluß wechselnder äußerer Faktoren (Klima, Nahrung, Parasiten, Krankheiten) auf den Organismus liefert hat. In dem Darwin und vor ihm Lamarck zeigten, welche hohe Plastizität die Haustiere besitzen, schufen sie die für jede Deszendenzlehre unumgänglich notwendige Grundlage, denn die Wandlungen, welche ein Haustier in der Hand des Menschen durchmacht, müssen in ähnlicher Weise auch von der Schöpfkraft der Natur an den Wildformen hervorgerufen werden können, da die Haustiere ja von diesen abstammen. Auch der Mensch bedient sich immer nur natürlicher Faktoren, und wer die monströsen Lebewesen der Tiefsee (Fig. 103—105) vergleicht mit unsren bizarren Kulturrassen, der muß einsehen, daß die wechselnden Lebensbedingungen der freien Natur die Tierwelt nicht minder umzugestalten vermögen als die Intelligenz des Menschen. Bailey (1895, S. 320) sagt mit Recht, wer eine künstlich erzeugte Spezies nicht als solche anerkennen will, bloß weil sie keine Wildform ist, der sei in deszendenztheoretischen Fragen überhaupt nicht zu überzeugen.

Um den Gegenstand noch weiter zu vertiefen und um die Wirkungsweise beider Selektionsformen besser zu veranschaulichen, seien hier noch

Methoden, Umfang und Grenzen der künstlichen Auslese an der Hand der folgenden fünf Fragen erörtert:

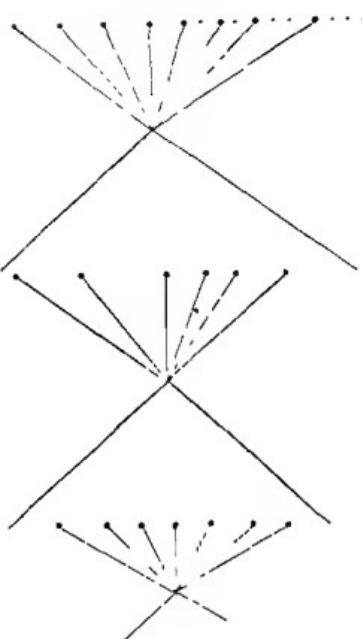
I. Welcher Methoden bedient sich die künstliche Auslese und wie verhält sich hierzu die Wirkungsweise der Natur?

II. Wie kommt eine Steigerung der Charaktere durch Auslese zu stande?

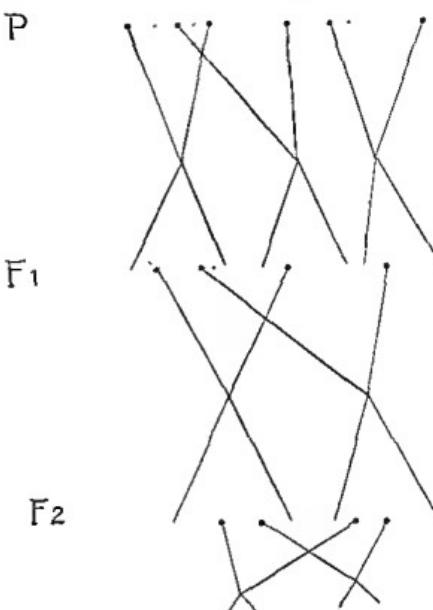
und tritt sehr oft ein bei Inzucht, also bei zu naher Verwandtschaft. Bei manchen Tieren ist das Genitalsystem so empfindlich, daß die geringste Störung ihrer Lebensweise sie unfruchtbar macht, z. B. wenn sie gefangen gehalten werden (so fast immer beim Elefanten). Andre Organismen sind in dieser Hinsicht sehr widerstandsfähig. Zur Domestikation und Kultur eignen sich nur solche Tiere und Pflanzen, welche trotz der wechselndsten Bedingungen unter der Obhut des Menschen ihre Fortpflanzungskraft ungeschwächt erhalten, also eine sehr robuste sexuelle Konstitution besitzen. Alle andern werden von vornherein verworfen. Daher bleiben die Haustiere und Kulturpflanzen auch untereinander fruchtbar, nachdem der Mensch sie durch künstliche Zuchtwahl in stark divergierende Rassen gespalten hat. Dieser Gedankengang befriedigt mich nicht, denn der Einwand liegt nahe (Plate, 1909, S. 13), daß dann auch manche Wildarten dieselbe robuste Konstitution besitzen und trotz beträchtlicher morphologischer Unterschiede dauernd fruchtbar sein müßten; was nicht zutrifft.

Daher halte ich die Erklärung von Pallas für richtiger, daß die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen der domestizierten Tiere eine Divergenz der sexuellen Affinität meist nicht aufkommen läßt, selbst bei beträchtlichen morphologischen Gegensätzen, ja daß diese Ähnlichkeit sogar imstande ist, eine ursprüngliche vorhandene Abneigung sekundär aufzuheben. Da viele Haustiere (Hund, Rind, Schaf, Schwein) polyphyletischer Herkunft sind, so werden die von verschiedenen Wildformen abstammenden Rassen (z. B. bei Hunden die Nachkommen der Schakale und diejenigen der Wölfe) zuerst nicht miteinander kopuliert haben. Später werden sie sich im gezähmten Zustande aneinander gewöhnt haben, wie wir häufig in zoologischen Gärten sehen, daß ganz verschiedene Arten, welche in der Freiheit nie sich kreuzen würden, Bastarde erzeugen. Die Ähnlichkeit der Lebensbedingungen mag in manchen Fällen auch die chemisch-physikalische Konstitution der Keimzellen in gleicher Weise beeinflußt und dadurch eine dauernde Fruchtbarkeit polyphyletischer Rassen hervorgerufen haben. Möglicherweise aber waren die Stammformen nur psychisch und biologisch einander entfremdet, da ja z. B. Wolf und Schakal sicherlich von einem

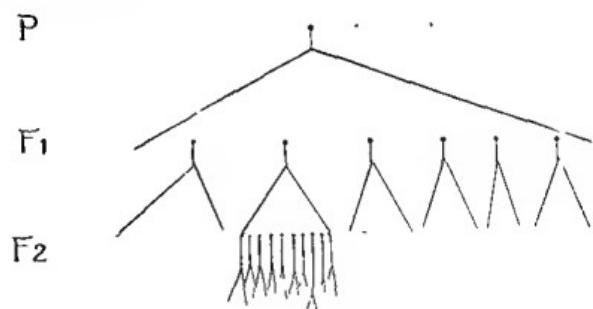
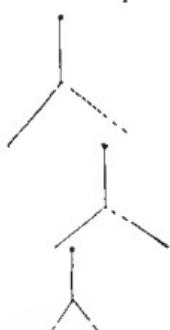
A) Massen-Auslese.



C) Familien-Auslese.



B) Individual-Auslese.



1 einfach == reine Stammbaum (Pedigree)-Auslese

2. mehrfach == gewöhnliche Stammbaumauslese oder Auslese nach Eigenschaft und Erbzahl.

III. Wie lange oder wie weit läßt sich eine solche Steigerung in gegebener Richtung fortsetzen?

IV. Welcher Grad von erblicher Konstanz läßt sich durch künstliche Selektion erzielen?

V. Ist die künstliche Zuchtwahl wirkungsvoller oder die natürliche?

Ad. I. Selektionsmethoden. (Vgl. besonders die Arbeiten von Fruwirth 1907, 1908.)

Die künstliche Selektion erblicher Variationen<sup>1</sup> (= Mutationen) bedient sich dreier verschiedener Methoden, die als Massen-, Individual- und Familienauslese unterschieden werden. Bei der erstenen (Schema A, Fig. 17) wählt der Züchter aus einem großen Material von Individuen einer Art, welches in vielen Fällen ein Gemisch von mehreren Sorten oder Rassen (= Population, Johannsen) darstellt, zahlreiche Exemplare aus, welche seinen Wünschen am meisten entsprechen, läßt sie frei untereinander kreuzen und erhält auf diese Weise wiederum eine sehr zahlreiche erste Generation ( $F_1$ ). Aus dieser werden nach denselben Gesichtspunkten abermals viele Exemplare zur Nachzucht ausgewählt, welche  $F_2$  geben. Auf diese Weise werden durch Generationen hindurch immer die besten Individuen zur Fortpflanzung gebracht, und die Erfahrung beweist, daß wenigstens in vielen Fällen hierdurch eine bedeutende Steigerung der Eigenschaften erzielt werden kann.

Bei der Individual-Auslese (Schema B) nimmt man zunächst eine Prüfung der verschiedenen Sorten oder Rassen vor, da dieselben

<sup>1</sup> Ich spreche an dieser Stelle nicht von der Selektion nichterblicher Abänderungen (Somatationen); es ist aber daran zu erinnern, daß diese für den Pflanzenbau eine große Bedeutung hat, weil sehr viele Pflanzen auf vegetativem Wege durch Ausläufer, Stecklinge, Wurzelknollen und durch Pfropfung vermehrt werden können, wobei die extremen Abänderungen auf die Tochterindividuen übergehen, da diese ja eigentlich nur abgetrennte Teile der Mutter sind: Unsre großen Äpfel, Birnen, Radieschen, Kartoffel usw. verdanken dieser Methode ihre Entstehung. Werden extreme Somatationen geschlechtlich vermehrt, so schlagen sie sehr bald wieder zum Durchschnitt ihrer Rasse zurück und bedürfen daher andauernder Selektion. Eine weitere Quelle der Verbesserungen hat der Züchter in den Kreuzungen mit verwandten Rassen. Vgl. Vbgl. § 8—13.

nicht nur eine gute Qualität, sondern auch eine hohe »Erbzahl« dieser Eigenschaft zeigt, d. h. bei welcher der Prozentsatz der Nachkommen ohne diese Qualität möglichst gering ist. Bei der strengen Stammbaum-Auslese kann eine Mutterpflanze ausgewählt werden, welche ihre guten Eigenschaften der zufälligen Gunst außerer Verhältnisse verdankt, sie aber nicht vererbt. Dies wird bei der mehrfachen Individualauslese vermieden, eine Methode, welche mit Erfolg auch bei Fremdbefruchttern (Roggen) angewandt wird, indem Geschwisterpflanzen gekreuzt werden. Werden bei der Selektion nur geringfügige Variationen benutzt, so spricht Fruwirth von »Veredelungsauslese« und stellt sie in Gegensatz zur Auslese größerer Variationen. Diese Trennung läßt sich aber nicht scharf durchführen.

Die dritte Form der Auslese (Schema C) ist in der Tierzucht und bei fremdbefruchtenden Pflanzen (Zuckerrüben) üblich: einige gleiche oder sehr ähnliche Individuen bilden die Stammeltern, und von ihren Kindern werden wieder die besten zur Nachzucht verwandt usw. Fruwirth (1905, S. 230) hat für diese Methode die passende Bezeichnung Familienauslese vorgeschlagen und gibt (S. 235) eine schematische Übersicht der künstlichen Ausleseverfahren, die ich im obigen Schema (mit geringfügigen Veränderungen) wiedergebe.

Im praktischen Pflanzenbau wird in der Regel die Auslese Jahr für Jahr vorgenommen. Die besten Individuen werden als »Elitepflanzen« im Zuchtgarten vermehrt, und von ihren Nachkommen ein kleiner Teil als Elitepflanzen des nächsten Jahres verwandt, während alle übrigen zur Gewinnung der Verkaufssaat vermehrt werden. Man muß sich auch hüten, den Begriff »Auslese« mit »Züchtung« zu identifizieren. Die Auslese ist zwar das wichtigste Mittel zur Züchtung, aber daneben gibt es noch andre Methoden, z. B. Züchtung durch Bastardierung oder durch Pfropfen.

Fragen wir nun, wie die Natur im Vergleich mit diesen vier Selektionsformen zu Werke geht, so liegt es auf der Hand, daß eine Individualauslese nur in den seltensten Fällen eintreten wird, nämlich wenn durch einen gunstigen Zufall ein befruchtetes weibliches Tier oder der Same einer selbstbefruchtungsfähigen Pflanze auf ein neues Wohngebiet verschlagen wird, oder bei einer großen Katastrophe (Über-

oft mehrere Formen enthalten (Prinzip der Sorten- oder Rassen-Prüfung und -Isolierung = Züchtung durch Formentrennung) und wählt die beste unter ihnen aus<sup>1</sup>. Darauf sind zwei weitere Wege möglich. Im ersten Falle, welcher als reine, strenge Stammbaum- oder Pedigree-Auslese (Schema B 1) bezeichnet wird, geht man von einem, wenn möglich, selbstbefruchteten Individuum aus und wählt von seinen Nachkommen das beste Exemplar, bzw. bei Getreide von diesem das beste Korn<sup>2</sup> der besten Ähre aus. Die hieraus erhaltene Pflanze wird wieder durch Selbstbefruchtung vermehrt usw. Da Selbstbefruchtung bei Tieren nur äußerst selten vorkommt, so kann der Tierzüchter diese Methode höchstens bei parthenogenetischer Vermehrung verwenden. Wenn der Pflanzenzüchter sich ihrer bedient, so hängt natürlich die Bestimmung des »besten« Individuums von seinen persönlichen Wünschen ab; er kann entweder diejenige Pflanze, welche die Merkmale der betr. Sorte am besten und reinsten zeigt, auswählen und weiterzüchten, um so die Sorte zu verbessern, oder er kann eine zufällig beobachtete Abweichung (spontane Mutation) herausgreifen, um zu sehen, ob sie eine Verbesserung darstellt.

Der zweite Fall, die mehrfache Individualauslese nach Eigenschaft und Erbzahl, auch wohl gewöhnliche Stammbaumauslese genannt (B 2), liegt vor, wenn die Nachkommen mehrerer Geschlechter verglichen werden: die selbstbefruchtete Mutterpflanze liefert durch Aussaat aller Samen zahlreiche  $F_1$ -Exemplare, von denen jedes durch Selbstbefruchtung und Aussaat aller Samen eine Gruppe von  $F_2$ -Pflanzen ergibt. Diese Gruppen werden untereinander verglichen (»Prinzip der individuellen Nachkommenbeurteilung«, Johannsen, 1903, S. 5) und diejenige ausgewählt zur Nachzucht, welche

<sup>1</sup> Shireff, ein schottischer Getreidezüchter, isolierte zuerst (1819) besonders auffällige Individuen, welche gelegentlich auftraten und erhielt so verbesserte Rassen. Von ihm stammt auch die Bezeichnung »Selektion« für diese Methode. Le Couteur (1823) wandte zuerst das Prinzip der Formentrennung bei gemischten Rassen an. Beide Züchtungswege sind neuerdings auf der schwedischen Pflanzenzuchtstation in Svalöff durch Nillson sehr ausgebildet worden (vgl. de Vries 1906).

<sup>2</sup> Vgl. auch Rümker (1889, S. 67), welcher von Le Couteur sagt, daß er als der erste »Nachzucht aus einem Korn« betrieben hat.

nicht nur eine gute Qualität, sondern auch eine hohe »Erbzahl« dieser Eigenschaft zeigt, d. h. bei welcher der Prozentsatz der Nachkommen ohne diese Qualität möglichst gering ist. Bei der strengen Stammbaum-Auslese kann eine Mutterpflanze ausgewählt werden, welche ihre guten Eigenschaften der zufälligen Gunst äußerer Verhältnisse verdankt, sie aber nicht vererbt. Dies wird bei der mehrfachen Individualauslese vermieden, eine Methode, welche mit Erfolg auch bei Fremdbefruchttern (Roggen) angewandt wird, indem Geschwisterpflanzen gekreuzt werden. Werden bei der Selektion nur geringfügige Variationen benutzt, so spricht Fruwirth von »Veredelungsauslese« und stellt sie in Gegensatz zur Auslese großerer Variationen. Diese Trennung läßt sich aber nicht scharf durchführen.

Die dritte Form der Auslese (Schema C) ist in der Tierzucht und bei fremdbefruchtenden Pflanzen (Zuckerrüben) üblich: einige gleiche oder sehr ähnliche Individuen bilden die Stammeltern, und von ihren Kindern werden wieder die besten zur Nachzucht verwandt usw. Fruwirth (1905, S. 230) hat für diese Methode die passende Bezeichnung Familienauslese vorgeschlagen und gibt (S. 235) eine schematische Übersicht der künstlichen Ausleseverfahren, die ich im obigen Schema (mit geringfügigen Veränderungen) wiedergebe.

Im praktischen Pflanzenbau wird in der Regel die Auslese Jahr für Jahr vorgenommen. Die besten Individuen werden als »Elitepflanzen« im Zuchtgarten vermehrt, und von ihren Nachkommen ein kleiner Teil als Elitepflanzen des nächsten Jahres verwandt, während alle übrigen zur Gewinnung der Verkaufssaat vermehrt werden. Man muß sich auch hüten, den Begriff »Auslese« mit »Züchtung« zu identifizieren. Die Auslese ist zwar das wichtigste Mittel zur Züchtung, aber daneben gibt es noch andre Methoden, z. B. Züchtung durch Bastardierung oder durch Pfropfen.

Fragen wir nun, wie die Natur im Vergleich mit diesen vier Selektionsformen zu Werke geht, so liegt es auf der Hand, daß eine Individualauslese nur in den seltensten Fällen eintreten wird, nämlich wenn durch einen günstigen Zufall ein befruchtetes weibliches Tier oder der Same einer selbstbefruchtungsfähigen Pflanze auf ein neues Wohngebiet verschlagen wird, oder bei einer großen Katastrophe (Über-

schwemmung, Prairiebrand) nur ein Individuum am Leben bleibt. Tritt dieser Fall jedoch ein, so ist nicht anzunehmen, daß die natürliche Zuchtwahl so scharf ausliest wie die künstliche und die Schemata B<sub>1</sub> oder B<sub>2</sub> streng innegehalten werden. Es werden nicht bloß die Nachkommen eines Individuums zur Fortpflanzung gelangen, sondern mehrere Geschwister werden sich untereinander kreuzen, so daß dann Familienzüchtung (C) vorliegt, welche bei zunehmender Individuenzahl schließlich in Massenauslese übergehen wird. Diese letztere ist zweifellos fast die allein herrschende in der freien Natur, und bei einem Vergleich der natürlichen Zuchtwahl mit der künstlichen ist daher stets im Auge zu behalten, daß diese mit viel vollkommeneren Mitteln arbeitet als jene. Nur bei einer seltenen Art, die in einer Gegend immer nur in wenigen Individuen vertreten ist, wird eine Familienzüchtung durch Generationen fortdauern können.

Ad. II. Die Frage, wie die Steigerung der Charaktere durch Auslese zustande kommt, ist durch neuere Forschungen (de Vries, Johannsen) wesentlich geklärt worden. Bei Besprechung des vorigen Einwandes haben wir zur Genüge betont, was ja eigentlich selbstverständlich und auch nie von irgendeinem der maßgebenden Darwinisten anders dargestellt worden ist, daß die Selektion an sich keine Variationen erzeugt, sondern daß sie nur ein Sieb ist; welches die Spreu von dem Weizen sondert. Ein Sieb kann nichts Neues erzeugen, wohl aber Verborgenes aus einer Masse ans Licht ziehen. Ist das Material an Individuen völlig gleichartig, so vermag kein Selektionsverfahren eine Verbesserung der Rasse zu bewirken. Es hat sich aber gezeigt, daß wenigstens bei unsren Kulturpflanzen jede scheinbar einförmige Art aus einer Menge, oft aus Hunderten, von verschiedenen erblichen Variationen (Sorten, Rassen, Linien) sich zusammensetzt, also ein Gemisch von Typen, eine »Population«, wie Johannsen sagt, darstellt, und daß durch die Auslese diese isoliert werden. Jede Selektion ist also eine Isolation einer oder mehrerer bestimmter Variationen, und wenn eine Verbesserung oder Veredelung der Rasse dadurch bewirkt wird, so ist die verbesserte Form nicht neu geschaffen, sondern nur von einer Menge minderwertiger Typen abgesondert worden. In diesem Sinne kann man die künstliche Zuchtwahl eine »Reini-

gung<sup>1</sup> nennen. Man pflegt nun neuerdings nach dem Vorgange von de Vries und Johannsen die verschiedenen Typen, welche das Gemisch einer Art im gewöhnlichen Sinne bilden, als »Unterarten«, »elementare Arten« und, wenn sie neu aufgetreten sind, als »Mutationen« zu bezeichnen, weil sie sich meist als erblich konstant erweisen. Es muß aber betont werden, daß damit nur ein Wortwechsel vorgenommen ist, und daß die Unterarten weiter nichts sind als erblich-konstante Variationen im Darwinschen Sinne. Da nun der Prozeß der Typen-Isolation oder »Reinigung der Rasse« allmählich vor sich geht, so macht er leicht den Eindruck einer Steigerung desjenigen Merkmals, nach dem die Auslese in erster Linie vorgenommen wird. Es sei z. B. dieses Merkmal (Länge des Haares, Färbung u. dgl.) in dem ursprünglichen Gemisch in sieben Ausbildungsgraden ( $a^1$ — $a^7$ ) vorhanden, dann gelingt es durch sukzessive Auslese der langsten Haare, bzw. der höchsten Stufen, den Durchschnitt der Rasse immer mehr zu heben, bis schließlich nur reine  $a^7$ -Individuen vorhanden sind. Damit ist dann die Selektion beendet, es sei denn, daß es gelingt, durch verschärzte Aufmerksamkeit noch einige Exemplare eines höheren Typus zu entdecken, oder daß die Natur selbst solche Typen neu erzeugt.

In einer Population sind die verschiedenen erblichen Ausbildungsgarde (Typen) eines Merkmals häufig nicht scharf voneinander geschieden, sondern gehen unmerklich ineinander über, weil die Individuen jedes Typus durch die Gunst oder Ungunst der äußeren Verhältnisse verschieden beeinflußt werden. Derartige Variationen sind aber nicht erblich, also nach unserer Ausdrucksweise »Somationen«. Sehr oft ordnen sich die verschiedenen Typen nach ihrer Häufigkeit zu einer

<sup>1</sup> Johannsen drückt dies in seiner ausgezeichneten Schrift (1903, S. 58) mit den Worten aus: »Das gewöhnliche wohlbekannte Selektionsresultat· sukzessiver Fortschritt in der Selektionsrichtung im Laufe einiger Generationen beruht demnach auf der mit jeder Generation fortschreitenden Reinigung der betreffenden abweichenden Linien. Und es wird nun leicht verstanden, daß die Wirkung der Selektion nicht über gewisse Grenzen hinausgeföhrt werden kann — sie muß nämlich aufhören, wenn die Reinigung, die Isolation der betreffenden am starksten abweichenden Linien, praktisch gesprochen, vollführt ist.« — Johannsen nennt die elementaren Arten auch wohl »Biotypen«.

Zufallskurve an, indem der Mitteltypus am häufigsten ist und nach beiden Seiten hin die Frequenz abnimmt. Dann haben wir eine fluktuiierende Population vor uns (Fig. 18): jeder Typus ist mit einem Buchstaben bezeichnet worden und schwankt somativ um den Mittelwert seiner Kurve, z. B. variiert Typus D von 68—74, wobei, um Raum zu sparen, manche Somationskurven in umgekehrter Stellung eingezeichnet sind. Die Zahlen mögen die Länge einer Pflanzensorte in

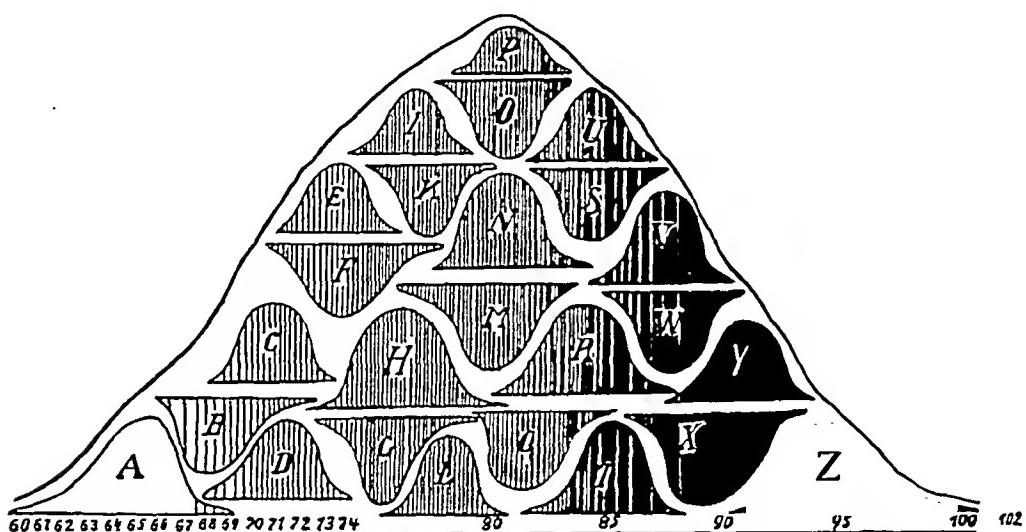


Fig. 18. Schema einer fluktuiierenden Variationsreihe von gemischem Charakter; sie besteht aus 24 Genotypen (A—Z), welche sich mit ihren Somationen vielfach decken. Sie bilden zusammen eine Population, welche als ein einheitlicher »Phänotypus« erscheint, da alle Übergänge zwischen den Extremen vorkommen. Nach Lang, 1909, S. 23, aus Goldschmidt.

Zentimetern andeuten. Die meisten Typen haben einen Mittelwert von ungefähr 80 cm. Werden immer die höchsten Individuen ausgewählt, so wird nach einigen Generationen der Typus Z isoliert und die Selektion damit beendet sein. Dieser Prozeß kann aber durch das Übergreifen der Somationen unter Umständen sehr verlangsamt werden (vgl. Plate, Vbgl. § 7 ff.). Jede künstliche Auslese hat also bei einem gegebenen Material an Variationen eine Grenze, und die Erfahrung der Tier- und Pflanzenzüchter lehrt, daß diese Grenze manchmal schon nach wenigen Generationen erreicht wird, wenn der Züchter nur auf ein Merkmal oder auf einige wenige achtet. Wie rasch dieses Endziel

erreicht wird, wird von mancherlei Umständen abhängen, namentlich von der Zahl der in der Art gemischten Variationen, dem Prozentsatz von Individuen derselben und der Selektionsmethode. Die extremen Variationsstufen sind immer die seltensten, und je mehr Exemplare geprüft werden, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, noch eine höhere Stufe zu erreichen. Dazu kommt, daß die Extreme nicht immer sofort erkannt werden, da sie somativ oder durch Kreuzung mit einer niederen Variation herabgedrückt sein können. Man muß dann abwarten, bis durch »Spaltung« nach der Mendelschen Vereinungsregel der Hochstcharakter unter den Nachkommen wieder rein zum Vorschein gekommen ist. Der Pflanzenzüchter erzielt die schnellsten Resultate bei der Individualauslese nach Qualität und Erbzahl (Schema B 2), weil die Nachkommen jeder Pflanze für sich aufgezogen werden und infolge der Selbstbefruchtung sehr bald Konstanz eintritt. Nach dieser Methode hat die berühmte Saatgut-Anstalt in Svalöf (Südschweden) gearbeitet und glänzende Resultate in der Verbesserung der Zerealien und anderer Nutzpflanzen erzielt (vgl. de Vries, 1906). Bei dieser Aufzucht in Separatkulturen ergab sich ein ungeahnter Formenreichtum, so daß de Vries bezüglich des Getreides schreibt (ebd. S. 338): »Die isolierten Rassen entsprechen den verschiedensten Bedingungen, einige waren winterhart, andre zeichneten sich durch festere Halme, längere Ähren, größere Körner usw. aus, während wieder andre eine auffallende Unempfindlichkeit gegenüber Rost und andern Krankheiten aufwiesen. Fast für jedes Bedürfnis konnte man die entsprechende Sorte auswählen.« Langwieriger ist der Prozeß der Familienzüchtung (Schema C), wie sie der Tierzüchter — und häufig auch der Gärtner — anwendet, denn mit jeder Fremdbefruchtung kann ein neuer Typus eingeführt werden, wodurch Mischformen entstehen und die Isolierung der reinen Typen erschwert wird; kreuzt er anderseits zu nahestehende Individuen, z. B. Geschwister, durch mehrere Generationen hindurch, so machen sich die schlummen Folgen der Inzucht geltend. Ganz besonders aber leidet der Tierzüchter darunter, daß er nicht eine so große Zahl von Individuen vergleichen kann wie der Botaniker. Für die natürliche Zuchtwahl kommt, wie wir eben gesehen haben, als Regel nur die Massenauslese in Betracht. In der freien Natur kreuzen sich die

verschiedenen Typen einer Art beständig durcheinander, wodurch die Variabilität fortwährend neue Nahrung erhält, entweder indem die Erbfaktoren der Typen sich bald zu dieser, bald zu jener Kombination vereinigen oder indem sie sich gegenseitig so beeinflussen, daß ganz neue Merkmale entstehen. So wird jener erstaunliche Reichtum an Variationen und jene Vielseitigkeit derselben hervorgerufen, welche nötig ist, damit — im allgemeinen wenigstens — die natürliche Zuchtwahl in jedem Moment eine passende Abänderung vorfindet. Anderseits erschwert die freie Kreuzung eine Isolation der Typen ganz außerordentlich, und da die Unterschiede der Typen sehr häufig nicht so ausgesprochen sind, daß sie über Leben und Tod entscheiden, so unterbleibt sie in solchen Fällen. Aus allem folgt, daß die natürliche Auslese viel langsamer, aber auch viel vielseitiger wirken muß als die künstliche.

Ad. III. Grenzen der Selektion. Aus dem Gesagten ergibt sich die Antwort auf die Frage, welche Grenzen der Selektionswirkung gezogen sind. Sie kann offenbar nur so lange wirksam sein, bis der höchste Typus der Variationsreihe isoliert ist. Es drängen sich aber hier sofort einige Unterfragen auf:

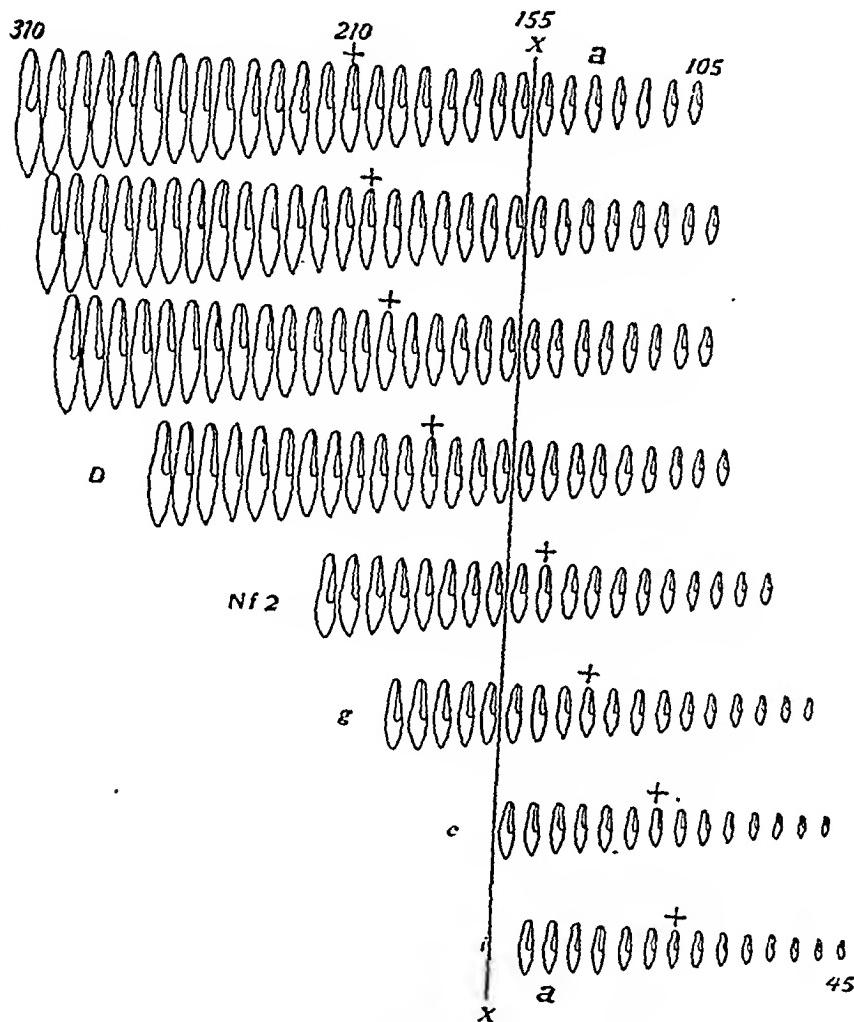
1. Wie schnell läßt sich dieser höchste Typus isolieren?
2. Hat fortgesetzte Selektion noch Erfolg, nachdem der höchste Typus isoliert ist?
3. Kann in der freien Natur der Zustand vorkommen, daß eine Selektion aus Mangel an Variationen nicht stattfindet?

· Ad. 1. Wie schnell läßt sich der höchste Typus isolieren? Die Antwort wird hierauf von Fall zu Fall verschieden lauten. De Vries hat im allgemeinen wohl recht, wenn er meint, daß in der Praxis das Maximum der Verschiebung in der Regel nach wenigen Generationen erreicht wird, und daß weitere Selektion nur dazu dienen kann, die erlangte Höhe festzuhalten. Auch der so sehr erfolgreiche kalifornische Pflanzenzüchter Luther Burbank (1907, S. 61) behauptet, daß bei Pflanzen unter normalen Bedingungen »6—10 Generationen gewöhnlich genügen, um die Nachkommen von Mutterpflanzen in ihren neuen Variationen zu fixieren«. Ich erinnere an die S. 52 gegebenen Bei-

spiele der Mohrrübe und des Radis, welche in wenigen Generationen aus dem wilden Zustand zu der Höhe der Kulturformen gebracht wurden. Die Isolation muß um so längere Zeit beanspruchen, je mehr Biotypen in der Population gemischt und je größer ihre somatische Variabilität ist. Denken wir uns eine Population vom Charakter der Fig. 17, wo 24 Biotypen vorhanden sind, welche sich frei untereinander kreuzen, so werden viele Individuen Polyheterozygoten sein und daher auch bei Selbstbefruchtungen noch durch eine ganze Reihe von Generationen spalten (vgl. Vbgl. S. 122). Bei sehr großer somatischer Variabilität erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß ein extremer Somant einer niederen Rasse zur Fortpflanzung gelangt, weil er eine höhere vortäuscht. Sind diese beiden Umstände gegeben und ist man, wie bei Tieren und manchen Pflanzen, auf Fremdbefruchtung angewiesen, so kann der Fall leicht eintreten, daß die vollständige Isolation eines bestimmten Typs nie gelingt oder höchstens durch einen glücklichen Zufall, so daß also fortgesetzte Selektion ausgeübt werden muß, um die Form auf der Höhe zu halten, wie dies z. B. für die Zuckerrübe gilt.

Ad. 2. Hat fortgesetzte Selektion noch Erfolg, nachdem der höchste Biotyp isoliert ist? Versteht man unter »Isolierung« die Gewinnung eines mit Bezug auf das untersuchte Merkmal homozygoten Individuums, dessen Nachkommen, abgesehen von somatischen Variationen, konstant sind, so kann die Antwort selbstverständlich nur nein lauten. Zu solcher völligen Konstanz kann man durch Anwendung des Pedigree-Versahrens und durch gleichartige Kulturbedingungen bei Selbstbefruchttern verhältnismäßig leicht gelangen. Johannsen nennt die Nachkommen eines homozygoten Individuums eine »reine Linie«. Der von ihm 1903 aufgestellte Satz, daß Selektion in einer reinen Linie keinen Erfolg hat, bedarf keines Beweises, denn er folgt direkt aus dem Begriff der reinen Linie, ist also eine Selbstverständlichkeit. Durch seine Untersuchungen an Bohnen hat Johannsen aber gezeigt, daß tatsächlich reine Linien vorkommen, bei denen fortgesetzte Selektion unwirksam ist, weil sie nur somatisch variieren. Derselbe Nachweis ist nach ihm Fruwirth und Love bei andern Pflanzen, Jennings bei *Paramecium* (Fig. 19) gelungen (bezüglich der Einzelheiten vgl. Vbgl., § 8, S. 42).

In allen diesen Versuchen wurden die äußereren Bedingungen innerhalb jeder Generation und in den aufeinanderfolgenden Generationen gleichartig gewählt, so daß der Erbfaktor oder die Erbfaktoren betreffenden Merkmals sich nicht veränderten.



19. 8 Linien von *Paramecium*, welche zusammen eine Population bilden mit dem Mittelwert  $XX$ ; der Mittelwert jeder Linie ist mit  $+$  bezeichnet. Der Mittelwert einer Linie wird dadurch nicht verändert, daß ein großes oder ein kleines Tier zur Nachzucht ausgewählt wird. Nach Jennings, 1909, S. 329, aus Goldschmidt.

Diskutabel aber bleibt nach wie vor die Frage, ob diese Konstanz innerhalb einer reinen Linie durch zahllose Generationen anhält; ob diese Erbfaktoren so unveränderlich sind, wie die Atome der Chemie. Manche Biologen scheinen einer solchen Ansicht zu huldigen.

digen. Die eben erwähnten Versuche mit reinen Linien beweisen jedoch nichts nach dieser Richtung, denn sie erstrecken sich über viel zu wenige Generationen (bei Johannsen etwa 6). Da alle organischen Elemente variabel sind, so ist es von vornherein höchst unwahrscheinlich, daß die Erbeinheiten dauernd unverändert bleiben; ja es sprechen gewisse theoretische Erwagungen, wie auch praktische Züchtungen, gegen eine solche Auffassung. Ich denke hier an die von Nilsson-Ehle nachgewiesenen gleichsinnigen oder homomeren Erbeinheiten (Vgl. § 28, 29), welche zu 2, 3 oder in noch größerer Anzahl vorkommen und sich in ihrer Wirkung addieren. Wie ich in jenem Buche S. 174



Fig. 20. Meerschweinchen. *A* Vorderfuß, *B* Hinterfuß, normal. *D* vierzehige Hinterfuß mit starker Ausbildung der Extrazeh. *C* mittelstarke Extrazeh erhalten nach Kreuzung von *B* × *D*. Nach Castle 1912.

ausgeführt habe, muß man aus ihrer Existenz schließen, daß sie sich nach und nach aus einander durch Variabilität entwickelt haben, sonst wäre es unverständlich, daß für dasselbe Außenmerkmal bei einer Rasse nur ein Faktor, bei einer andern zwei, bei einer dritten sogar drei gleichsinnige Erbeinheiten vorkommen, wie dies z. B. für die rote Kornfarbe des Weizens nachgewiesen ist. Was aber für diese Art von Erbeinheiten gilt, wird wohl für alle übrigen gelten. Viele erbliche Merkmale, z. B. die eben erwähnten Paramecien-Rassen, kommen ferner in so geringfügigen Unterschieden vor, daß man daraus auf eine entsprechende Variabilität des zugehörigen Erbsfaktors schließen muß. Für diese Variabilität der Erbsfaktoren sprechen ferner einige Beobachtungen von Castle und von Lutz, welche beweisen, daß in einer stark eingezuchten und daher als homozygot anzusehenden Familie

durch Selektion unter Umständen ein wesentlicher Fortschritt zu erreichen ist. Die Meerschweinchen haben immer vierzehige Vorder- und dreizehige Hinterfüße (Fig. 20, A, B); sie können also in dieser Hinsicht als homozygot gelten. Plötzlich trat in den Zuchten von Castle (1906) ein ♂ Nr. 23 auf, welches am linken Hinterbein eine schwach entwickelte, nur lose in der Haut hängende Extrazehe, also eine atavistische Eigentümlichkeit besaß. Hier muß also eine plötzliche Mutation des Hinterzehenfaktors eingetreten sein. Von diesem ♂ 23 stammten 77 Junge ab, darunter 15 vierzehige. Diese Vierzehigen hatten die Extrazehe vielfach auf einer höheren Ausbildungsstufe als ♂ 23.

In dem durch fünf Generationen hindurch Tiere zur Vermehrung ausgewählt wurden, bei denen die vierte Hinterzehe möglichst groß war, gelang es, sie bis zur völlig normalen funktionsfähigen Zehe (Fig. 20, D) zu steigern. Je stärker die Extrazehe ausgebildet war, desto besser wurde sie im allgemeinen übertragen. Kreuzungen von normalzehigen Tieren, welche aber von vierzehigen Eltern abstammten, hatten einen viel höheren Prozentsatz von vierzehigen Nachkommen, als wenn sie von

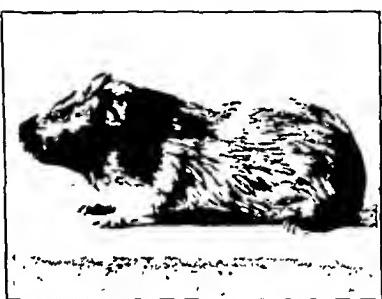


Fig. 21. Silberfarbiges Meerschweinchen: weiße Haare sind eingestreut zwischen farbigen.

Nach Castle 1912.

normalen Eltern herkamen. Diese Verhältnisse lassen sich mit der Faktorentheorie durch folgende Hypothese in Einklang bringen. Aus  $H$ , dem Faktor für dreizehige Hinterfüße, ist durch plötzliche Mutation  $H'$  entstanden, welches eine vierte Zehe hervorruft. Damit aber  $H'$  seine volle Wirkung entfalten kann, müssen bestimmte andre Erbinheiten als Konditionalfaktoren vorhanden sein. Durch die Selektion ist die richtige Kombination von Konditionalfaktoren, etwa  $C_1 C_2 C_3$ , allmählich zustande gekommen. Ein Tier von der Formel  $h' C_1 C_2 C_3$ , ist dreizehig, ebenso ein solches von der Formel  $H' c_1 c_2 c_3$ . Aber aus der Kreuzung dieser beiden werden vierzehige Nachkommen hervorgehen. Wir haben also nicht nötig, eine wiederholte Mutation anzunehmen, um die allmähliche Steigerung durch Selektion zu erklären. Ähnlich liegen die Verhältnisse vermutlich auch bei der Silber-

farbung der Meerschweinchen, welche Castle (1912) durch Selektion allmählich steigern konnte, nachdem sie bei einigen Individuen sich gezeigt hatte in Form weißer Haare, welche zwischen den farbigen Haaren auf der Bauchseite eingestreut waren. Es gelang nach und nach Tiere zu erhalten, welche überall mit Ausnahme des Kopfes silberfarben waren (Fig. 21).

Besonders erfolgreich waren die Selektionsversuche mit Haubentatten, bei denen der Rückenstreif, wie aus Fig. 22 und 23 ersichtlich

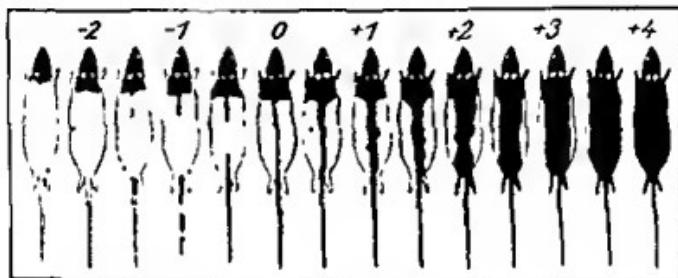


Fig. 22. Variationsreihe von Haubentatten. Nach Castle 1912.

ist, fehlen oder sehr verschieden sein kann. Es wurden zwei Züchtungsreihen angelegt, eine Plus- und eine Minusserie, in welcher in jeder Generation die Tiere mit dem breitesten bzw. mit dem schmalsten Rückenstreif zur Nachzucht ausgewählt wurden. Die Bedeutung der verschiedenen Scheckungsgrade ist aus Fig. 22 ersichtlich, während die folgende Tabelle die allmähliche Steigerung erkennen lässt:

Plusserie				Minusserie		
Gene- rat.	Durchschnitts- grad d. Eltern	Durchschnitts- grad d. Kinder	Anzahl d. Kinder	Durchschnitts- grad d. Eltern	Durchschnitts- grad d. Kinder	Anzahl d. Kinder
1	2,50	2,05	150	1,46	1,00	55
2	2,51	1,92 <sup>1)</sup>	471	1,41	1,07	132
3	2,73	2,51	341	1,56	1,18	195
4	3,09	2,72	444	1,69	1,28	329
5	3,33	2,90	610	1,73	1,41	701
6	3,51	3,09	834	1,86	1,56	1252
7	3,53	3,14	874	2,00	1,70	1544
8	3,65	3,30	91	2,03	1,78	713
			3815			4921

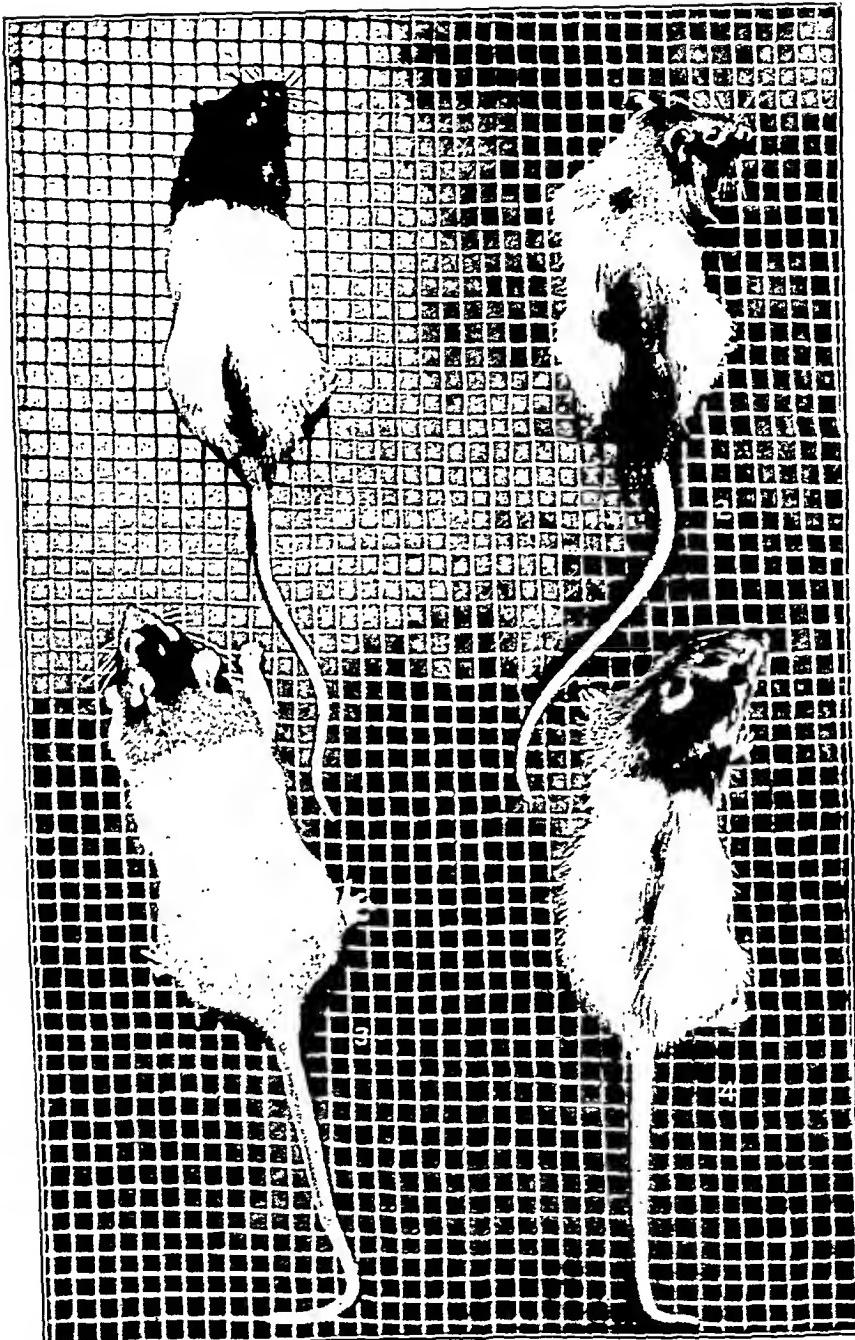


Fig. 23. Variabilität der Haubenratten. Nach Mac Curdy und Castle aus Plate.

Diese Züchtungen lassen sich vollständig verstehen nach dem Prinzip der gleichsinnigen Faktoren, indem das Fehlen des Rückenstreifens etwa =  $d_1 d_2 d_3 \dots$ , die größte Breite desselben  $D_1 D_2 D_3 \dots$  ist. Der Beweis hierfür läßt sich freilich nicht durch Massenkulturen erbringen, sondern nur durch Feststellung der Erbformeln für einzelne Individuen.

Auf dasselbe Prinzip ist auch wahrscheinlich die Steigerung von abnormalem Flugelgeäder zurückzuführen, welche Lutz (1911) bei der Obstfliege, *Drosophila ampelophila*, gelang. Es treten bei dieser Art zuweilen überzählige Adern auf, und zwar häufiger bei ♀ als bei ♂, zu-

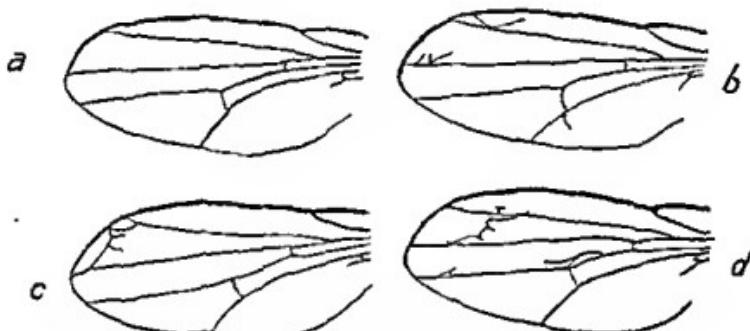


Fig. 24 Flugelgeader der Obstfliege, *Drosophila ampelophila*, nach Lutz (1911)  
a normal, b wenig abnorm, c, d stark abnorm.

weilen nur auf einer Körperseite. Unter den wilden Obstfliegen sind solche abnormen Individuen sehr selten (etwa 0,34%) und es zeigen sich bei ihnen nur unbedeutende überzählige Adern. Indem Lutz von einem Parchen normal  $\times$  abnorm ausging, konnte er in etwa 16 Generationen 100% abnorme Individuen erreichen, und gleichzeitig die Intensität der Abnormalität außerordentlich steigern (Fig. 24). Dabei arbeitete er mit Massenkulturen, indem er von zahlreichen Geschwistern immer die extremsten zur Nachzucht auswählte. Umgekehrt konnte er die Nachkommen eines hochgradig abnormen Parchens wieder rückwärts in das normale Verhalten überführen. Auch diese Verhältnisse werden verständlich unter der Annahme eines Faktors A, welcher die Störung des Geäders hervorruft und immer vorhanden ist, bei den normalen Tieren aber durch mehrere Hemmungsfaktoren in seiner Wirkung

aufgehoben wird. Ein normales Pärchen ist daher =  $A H_1 H_2 H_3 \dots$ , ein hochgradig abnormes =  $A h_1 h_2 h_3$ . Hätte Lutz die Auslese bis zu einem Tierchen von letzterer Erbformel fortgesetzt, so wäre eine Retroselektion natürlich unmöglich gewesen; aber er gibt selbst an, daß er sie begann mit einer Familie, welche noch 0,8% normale Individuen besaß. Es waren also noch einige Individuen mit den Hemmungsfaktoren vorhanden.

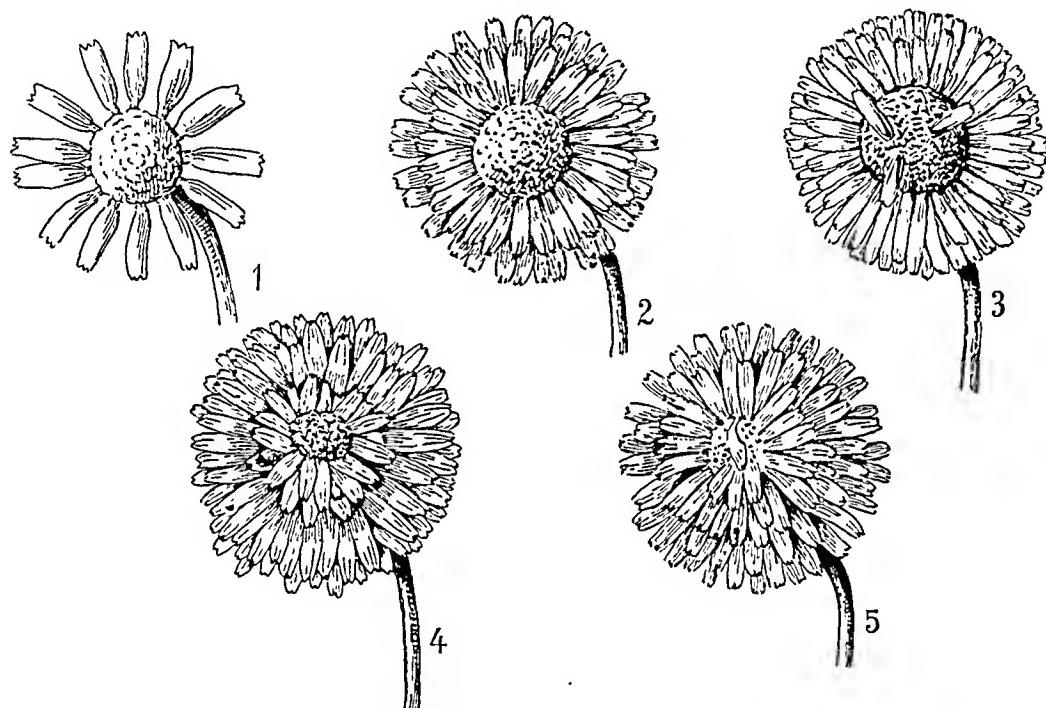


Fig. 25. *Chrysanthemum segetum*, nach de Vries, 1906, S. 306: 1. gewöhnliche Form, 2. *grandiflorum* mit vermehrter Zahl der Strahlenblüten, 3. *grandiflorum*, erster Anfang der Füllung, 4. *grandiflorum plenum*, fast völlig gefüllt, 5. desgl. ganz gefüllt.

Die hier erwähnten Beispiele von erfolgreichen Selektionen stoßen natürlich den selbstverständlichen Satz von Johannsen nicht um, sie beweisen nur, daß man die praktische Bedeutung dieses Satzes nicht überschätzen darf: auch in einer homozygoten Rasse kann in jedem Moment eine Mutation auftreten, die durch Selektion sich weiter vervollkommen läßt. Das Auffallende hierbei ist weniger das Auftreten eines neuen erblichen Merkmals, als dessen Steigerungsfähigkeit. Aber auch diese Tatsache wird verständlich durch die mendelistische

Faktorentheorie, weil der Grad des Außenmerkmals häufig nicht allein von seinem Erbfaktor abhängt, sondern auf der Mitwirkung anderer Faktoren beruht. Die Selektion besteht dann darin, die optimale Faktorenkombination zu isolieren. Mit dieser Erkenntnis sind wir praktisch wieder zu dem Standpunkt Darwins zurückgekehrt,

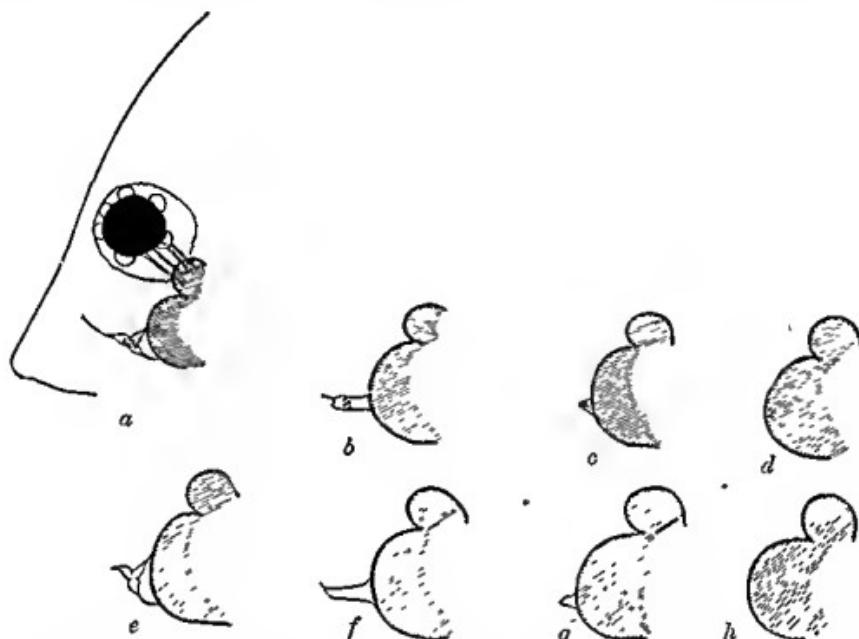


Fig. 26. Variieren des Nebenauges in parthenogenetischen Kulturen von *Hyalodaphnia* von Frederiksborg. a-d Pigment bleibt erhalten, Zellen des Nebenauges in fortschreitender Rückbildung; e-g Pigment verschwunden, die Zellen sind aber noch erhalten, h Zellen und Pigmentkörner verschwunden. Indem Woltereck (1909) von einem ♀ mit gut ausgebildetem Nebenauge ausging, erzielte er durch dreimalige Selektion eine Erblichkeit bis über 90 %, aber auch bei fortgesetzter Zuchtwahl traten immer einige Individuen ohne Nebenauge auf, wie dies für *Hyalodaphnia* charakteristisch ist.

welcher fast alle erblichen Eigenschaften für steigerungsfähig hielt. Wieder in andern Fällen läßt sich zurzeit noch nicht angeben, in welcher Weise die Steigerung einer Eigenschaft zustande gekommen ist.

Ich erinnere hier, um ein tatsächliches Beispiel zu geben, an die Entstehung der gefüllten Rasse der Saat-Wucherblume (*Chrysanthemum segetum*) durch de Vries (1903, S. 523ff. und 1906, S. 303ff.). Diese Komposite (Fig. 25) besitzt im wilden Zustande an jeder Blume 13 randständige Zungenblüten, die bei einer Handelsvarietät *grandiflorum* sich

auf 21 im Mittel vermehrt haben. Von letzterer ausgehend, erzielte de Vries durch scharfe Selektion eine rapide Steigerung der Zahl der Zungenblüten, wie die folgenden Maximalwerte dartun:

1896	1897	1898	1899	1900	1901
21	34	48	66	101	200

1899 trat bei einer Pflanze mit 66 Strahlen zuerst eine Andeutung einer »Füllung« auf, indem bei einzelnen Köpfchen je drei Zungenblüten auf die zentrale Scheibe übertraten (Fig. 25, 3) und in den folgenden Jahren entstand hieraus die gefüllte Rasse mit zahlreichen zentralen Zungenblüten, welche sich als erblich konstant erwies, freilich mit einer großen Variabilität, indem die Zungenblüten zuweilen bis auf 34 heruntergingen. Da wir von Levkojen und Petunien wissen, daß der gefüllte Zustand rezessiv ist gegenüber dem normalen (Vererbungslehre S. 199), so kann man auch hier annehmen, daß er versteckt in der Ausgangsrasse vorhanden war. Diese war also heterozygot. Wahrscheinlich aber vermag die Füllung nur bei besonders guten Kulturbedingungen sichtbar zu werden, und die bessere Ernährung kann auch die Ursache der Vermehrung der randständigen Zungenblüten gewesen sein. Hier sind weitere Untersuchungen nötig. Über Wolterecks Züchtungen mit Hyalodaphnien, welche in ihrer Deutung ebenfalls noch unsicher sind, vgl. Fig. 26 und Vererbungslehre S. 46. Trotz parthenogenetischer Kultur braucht die Rasse nicht homozygot gewesen zu sein, sondern es können Spaltungen durch das eine Richtungskörperchen eingetreten sein.

**Ad. III.** Wir fragten: kann in der freien Natur der Zustand eintreten, daß nur Sominationen vorhanden sind und infolgedessen eine wirksame Selektion ausgeschlossen ist? Diese Frage fällt zusammen mit derjenigen nach der Häufigkeit der reinen Linien in der freien Natur. Wie ich in der Vbgl. § 9 näher ausgeführt habe, sind reine Linien bei Wildarten äußerst selten, denn erstens herrscht Fremdbefruchtung im Tier- und Pflanzenreich ganz überwiegend vor, und kommt auch bei selbstbefruchtenden Pflanzen immer ab und zu vor, und zweitens muß der stete Wechsel der äußeren Verhältnisse in der freien Natur auch bei den Individuen einer reinen Linie zu gelegentlichen Mutationen führen. Damit stimmt überein, daß

bei fast allen Merkmalen, welche bis jetzt genau studiert worden sind, erbliche Variationen nachgewiesen wurden. Bei den von mir sehr genau studierten Farbenrassen der Hausmaus fehlen sie nur bei den weißen Mäusen, weil das Fehlen des Pigments nicht variieren kann. Aus dem Prinzip der reinen Linie lassen sich also keine Waffen gegen den Darwinismus schmieden, wie zuweilen versucht worden ist. Erbliche Variationen scheinen von fast jeder organischen Eigenschaft vorzukommen, aber wohl die wenigsten bedeuten unter den gegebenen Lebensverhältnissen eine Verbesserung, und daher der langsame Fortschritt der Lebewelt.

Ad. IV. Bei der Frage: welcher Grad von erblicher Konstanz läßt sich durch künstliche Selektion erzielen? ist streng zu unterscheiden zwischen der Auslese der nicht erblichen, von der jeweiligen Lebenslage abhangigen »Somatogenen« (»Ernahrungs- und Standorts-Modifikationen«) und einer solchen der erblichen Variationen. Die nicht erblichen Veränderungen schlagen, wenn sie durch Auslese gesteigert worden sind, nach einer oder wenigen Generationen auf das Mittel ihrer Rasse zurück und lassen sich daher nur durch andauernde Selektion auf ihrer künstlichen Höhe erhalten. Sie schwanken nur nach der Plus- oder Minusseite, je nachdem die betreffende Eigenschaft zufällig günstigen oder ungünstigen Bedingungen ausgesetzt worden ist. Vorteilhafte Ernährung der Mutter kommt in der Regel auch den Keimzellen (Eier der Tiere, Samen der Pflanzen) zugute und ruft eine »Nachwirkung« hervor, welche den Anschein einer Vererbung hervorrufen kann, indem die Kinder ebenfalls nach der Plusseite ausschlagen, aber, wie Galton gezeigt hat, in bedeutend geringerem Maße als die Eltern (Regressionsgesetz).

Die Selektion der erblichen Variationen der domestizierten Organismen führt in sehr vielen Fällen zu völliger Konstanz, nämlich dann, wenn es gelingt, die in der unreinen Rasse (Population) vorhandenen Typen voneinander zu isolieren, denn jeder reine Typus züchtet konstant, wie solche Pflanzen (Weizen, Gerste) beweisen, welche überwiegend Selbstbefruchtung ausüben und bei denen Pedigreezucht daher sehr bald zu einer gleichmäßigen Rasse führt. Ja die künstliche Auslese erzeugt sogar häufig Rassen, welche viel konstanter sind als die natür-

lichen Arten, weil in der Natur sich die verschiedenen Typen (Varietäten) immer wieder kreuzen. Viele Tauben-, Hühner-, Schaf- und Rinderrassen sind, wenn sie unter gleichen Verhältnissen gehalten und rein unter sich fortgepflanzt werden, ganz erstaunlich konstant und wiederholen von Generation zu Generation die kleinsten »Rassezeichen« in der Färbung und im sonstigen Detail, während umgekehrt viele natürliche Arten stets einen hohen Grad von Variabilität zeigen. Die etwa 20 Farbenrassen der Hausmaus (s. Vbgl. § 26, 1) lassen sich mit Ausnahme der orangefarbigen und der »sables« alle in konstanten Familien gewinnen. J. Kühn, welcher im Haustiergarten der Hallenser Universität wohl mehr Rassen beobachtet hat als irgendein anderer Mensch, berichtet (1888, S. 133), daß er etwa 40 Schafrassen aus allen Teilen der Welt untersucht und als konstant vererbend gefunden hat. Selbst der Fettwulst des Fettsteißschafes blieb trotz anderer Nahrung durch vier Generationen unverändert. Dasselbe gilt für sehr viele Kulturpflanzen. De Vries (1901, S. 463) schreibt: »die Varietäten des Gartenbaues sind in der Regel konstant«<sup>1</sup>, und von der Svalöfer Methode der Individual-Auslese röhmt er wiederholt, daß sie in wenigen Generationen zu völliger Konstanz führe. Es verrät daher wenig Sachkenntnis, wenn Wasmann (1904, S. 209/10) — und mit ihm viele andre Gegner des Darwinismus (Delage, 1903, S. 322) — schreibt: »Keine einzige künstliche Rasse, mag sie noch so scharf ausgeprägt sein und noch so weit von der Stammart sich entfernt haben, vermag ohne die Hilfe des Menschen sich in ihrer Eigenart zu erhalten: sich selbst überlassen, kehrt sie stets wieder nach und nach zu den Charakteren der wilden Stammart zurück.« Wenn diese Ansicht richtig

---

<sup>1</sup> In seinem Werke »Arten und Varietäten« (1906) schreibt de Vries (S. 98): »Viele Sorten der Gemüse und der Früchte geben Beispiele der Beständigkeit. Die weißen Erdbeeren, die grünen Trauben, die weißen Johannisbeeren, der krause Lattich, die krause Petersilie und andre krause Formen mögen erwähnt sein. Der Spinat ohne Stacheln auf der Frucht ist ein weit bekanntes Beispiel. Der weißblütige Flachs schlägt nie zu seiner blauen Urform zurück, wenn er rein gehalten wird. Die Zuckererbsen und der Zuckermais liefern weitere Beispiele. Die ausläuferlosen Gaillon-Erdbeeren sind, seit ihrem ersten Auftreten vor mehr als hundert Jahren, stets echt aus Samen wiedergekommen.«

wäre, so würden über die phyletischen Wurzeln unsrer Haustiere nicht so viel Kontroversen entstanden sein. Man brauchte die Tiere nur eine Zeitlang ohne Selektion und Pflege zu lassen, um die Stammform wieder zu bekommen. Die Heidschnucken der Luneburger Heide sind sich im hohen Maße selbst überlassen, denken aber nicht daran, in ihre Stammform, den Mouflon (*Ovis musimon*), zurückzuschlagen, und dasselbe gilt für die fast wie Wildformen lebenden Shetland- und Hebridenschafe. Auf der Robinson-Insel Juan Fernandez habe ich verwilderte Ziegen gejagt, die seit Jahrzehnten, vielleicht sogar seit 1—2 Jahrhunderten, sich selbst überlassen waren; trotzdem waren sie nicht zur *Capra aegagrus* (Bezoatziege) geworden, sondern vielfarbig und gescheckt geblieben. Die Hauskatze leitet sich nach aller Wahrscheinlichkeit von der agyptischen Falbkatze, *Felis maniculata*, ab, jedenfalls aber nicht von unsrer Wildkatze, *Felis catus*. Trotzdem nehmen verwilderte Katzen nie die Charaktere der Falbkatze an, sondern sie werden der getreinen Wildkatze so außerordentlich ähnlich, daß sie oft schwer von ihr zu unterscheiden sind. Darwin (Var. I, S. 94) führt Beispiele an, daß verwilderte Rinder unter den verschiedensten Klimaten (Ladronen, Falklandinseln, englische Parkrinder) die Tendenz haben, weiß zu werden und Pigment nur an den Ohren zu behalten, eine Farbung, die dem *Bos primigenius* sicherlich nicht zu kam, wie sich aus den zuweilen noch an den Schädeln vorhandenen Haaren erkennen läßt. Weiter hebt Darwin (Var. I, S. 126) hervor, daß die auf Porto Santo, Jamaika und den Falklandinseln verwilderten Kaninchen »nicht zu ihrem ursprünglichen Charakter zurückkehren oder diesen behalten, wie so allgemein von den meisten Schriftstellern behauptet wird«. Der so oft von den Gegnern des Darwinismus vertretene Satz: »Kunstliche Auslese führt nicht zu Konstanz, denn verwilderte Kulturformen schlagen auf die Stammform zurück«, ist demnach in seiner Allgemeinheit total verkehrt. Eine homozygote Rasse bleibt auch im verwilderten Zustande völlig konstant. Dabei ist noch folgendes zu bedenken. Ruckschläge auf die Stammform kommen vor und lassen sich sogar bei Tauben, Hühnern, Mäusen u. dgl. mit Sicherheit hervorrufen, aber nicht durch Verwildern, sondern durch

Rassenkreuzung. In den Kulturrassen schlummern viele Anlagen der Stammform latent fort und können durch Kreuzung bestimmter Rassen so kombiniert werden, wie es für die Stammform charakteristisch war (Fig. 27). In der Vbgl. § 67 ist diese künstliche Erzeugung von Atavismen ausführlich geschildert worden. Läßt man daher Individuen verschiedener Rassen an demselben Orte verwildern, so sind atavistische Rückschläge zu erwarten, aber sie dürfen nicht dem Freileben zugeschrieben werden, sondern der Rassenkreuzung. Solche



Fig. 27. Rückschlag auf die Wildfarbe mit den Erbfaktoren  $C E A B D$  nach Kreuzung einer silbergrauen ( $C e a B D$ ) und weißen ( $c E A B D$ ) Maus. Aus Plate, Vererbungslehre, Fig. 167.

Individuen werden in der Regel besonders angepaßt sein und daher die nichtatavistischen Genossen verdrängen. Würde man z. B. weiße und schwarze Hausmäuse auf einer Insel aussetzen, so würden bald wildfarbige durch Kreuzung entstehen und schließlich ganz überwiegen. Wallace schrieb schon 1858 in seiner ersten epochemachenden Publikation: »zahme Varietäten müssen, falls sie verwildern, zurückgehen zu etwas, was dem wilden Typus nahe steht oder aussterben« (Darwin-Wallace 1859).

Ad: V. Die Frage: »ist die künstliche Auslese wirkungsvoller oder die natürliche?« läßt sich nicht scharf beantworten,

weil beide unter verschiedenen Bedingungen arbeiten und sich daher nicht streng vergleichen lassen. Der Mensch kann eine schärfere Auswahl treffen, indem sein geübtes Auge selbst solche Merkmale beachtet, welche im Kampf ums Dasein indifferent oder sogar mit Nachteilen verbunden sind, und er kann leichter eine strenge Isolation der ausgewählten Geschöpfe durchführen. Daher führt künstliche Zuchtwahl rascher zu auffallenden und erheblich abweichenden neuen Formen als die natürliche, und sie leistet für eine bestimmte Art und innerhalb einer Zeiteinheit mehr als die freie Natur. Anderseits stehen dieser unbegrenzte Zeiträume, zahllose Arten und von jeder unendlich viele Individuen zur Verfügung, und sie arbeitet mit einer unübersehbaren Mannigfaltigkeit von äußeren Lebensbedingungen und folglich mit einer viel größeren Auswahl von Variationen. Wer möchte daher bezweifeln, daß die Wirkungen der natürlichen Auslese zwar langsamer zustande kommen, aber der menschlichen doch im Laufe der Jahrtausende unendlich überlegen sein müssen?

**Zusammenfassung.** Der dritte Einwand, daß die natürliche und die künstliche Auslese so verschiedene Vorgänge seien, daß sie nicht miteinander verglichen werden können, ist unhaltbar. Beide sind vielmehr in allen wesentlichen Punkten identisch und differieren nur in den äußeren Bedingungen (Zeit, Zahl der Individuen und Variationen, Strenge der Isolierung, Schärfe der Auslese). Die Richtung der Auslese und damit die Steigerung des betr. Merkmals wird bestimmt bei der künstlichen Zuchtwahl durch den Willen des Menschen, bei der natürlichen durch den Kampf ums Dasein. Aus diesen Verschiedenheiten erklären sich die Unterschiede ihrer Wirkungsweise, daß nämlich die künstliche Selektion rascher arbeitet, aber auch schneller zum Stillstand kommt als die natürliche. Beide Selektionsformen führen nur zu vorübergehender Steigerung der Charaktere, wenn extreme Somationen ausgewählt werden, und diese schlagen dann nach dem Aufhören der Selektion wieder zurück (Regressionsgesetz). Beide Selektionsformen führen zu völliger Konstanz, wenn es gelingt, die verschlie-

denen in einer Art gemischten erblichen Variationen von einander zu trennen. Der Satz von Johannsen, daß Selektion in einer reinen Linie wirkungslos ist, ist eine Selbstverständlichkeit, denn in einer solchen treten als Regel nur Somationen auf. Er beweist aber nichts gegen den Darwinismus, welcher nur mit Mutationen rechnet. Die »Steigerung« der Charaktere durch Auslese beruht darauf, daß die höheren Erbtypen von den niederen allmählich gesondert werden. Jede Selektion ist eine Isolation und erreicht ihr Ende, wenn der höchste Typus isoliert ist. Andauernde Steigerung eines Organs durch natürliche Selektion setzt daher voraus, daß immer neue höhere Mutationen spontan auftreten, was wahrscheinlich durch die Kreuzung der jeweilig höchsten Typen begünstigt wird. Da nun die Selektion eine Kreuzung der höchsten Typen zur Folge hat, so kann man sehr wohl in diesem Sinne sagen, daß die kontinuierliche Auslese eine Steigerung der Merkmale bewirkt. Verwilderte Kulturformen schlagen — abgesehen von Somationen — nicht zurück auf die Stammform, wenn sie aus einer reinen Rasse bestehen; wohl aber können Rückschläge bei Kreuzungen verschiedener Rassen auftreten, aber sie haben mit dem Freileben an sich nichts zu tun.

#### Vierter Einwand

von Nägeli (1865, S. 28; 1884, S. 326ff.), Askenasy (1872, S. 38) Korschinsky (1899, S. 277), v. Hartmann, Hamann u. a.

Die für die Erhaltung der Art bedeutungslosen sogenannten »morphologischen« oder »Organisationsmerkmale« sind viel konstanter als die »adaptiven«. Nach der Selektionstheorie sollte man erwarten, daß die Eigenschaften der Organismen um so konstanter sind, je nützlicher sie sind; folglich kann diese Theorie nicht richtig sein.

Nägeli versteht unter »morphologischen« oder »Organisationsmerkmalen nicht, wie man leicht glauben könnte, die kleinen äußer-

lichen Charaktere, in denen nahe verwandte Spezies meist ohne erkennbare Ursache voneinander abweichen, sondern im Gegenteil die indifferenten (d. h. weder nützlichen noch schädlichen) Eigenschaften, welche verwandten Arten, Gattungen oder größeren Gruppen gemeinsam sind. Im Gegensatz zu ihnen stehen die »adaptiven« oder die nützlichen Charaktere. Als Beispiele für erstere erwähnt er, daß bei den meisten Algen die Scheitelzellen durch horizontale, bei Moosen und Gefäßkryptogamen durch schiefe Scheidewände voneinander getrennt werden, daß die Labiaten gegenständige, die Boragineen spiralförmige Blätter besitzen. Ähnliche Beispiele lassen sich auch mit Leichtigkeit für das Tierreich erbringen, denn die Glieder größerer Formenkreise, mögen sie nun Gattungen oder Familien heißen, stimmen stets in einer Anzahl Merkmale überein, die sich aus ihrer gemeinsamen Abstammung von einer Stammform oder von mehreren naheverwandten auf Grund der Vererbung erklären. Um einige Beispiele anzuführen, so unterscheiden sich nach Bath (Arch. f. Biontologie I, 1906), die Geschmacksknospen der Vögel von denen der übrigen Wirbeltiere dadurch, daß die Kerne der Neuroepithelzellen in der apikalen Zellhälfte (nicht in der basalen) liegen; viele Gattungen oder Familien von Insekten zeigen eine bestimmte Anordnung oder Gestalt der Flugelnerven oder eine charakteristische Fligelform (Schwanzanhänger der Segelfalter, eckiger Rand der Vanessen) oder eine besondere Art der Farbung und Zeichnung der Flügel (Augenflecke, Silberflecke usw.); alle Einhufer haben an der Innenseite der Vorderbeine (die echten Pferde auch an den Hinterbeinen) eigentümliche verhornte Hautwarzen, die sogenannten Kastanien; alle Rinder unterscheiden sich von den übrigen Wiederkäuern durch die breite Form ihrer Fäzes; alle Tauben nicken beim Gehen mit dem Kopf, saugen das Wasser beim Trinken, ohne den Kopf bei jeder Schluckbewegung zu heben, bauen ein sehr einfaches Nest und legen nur zwei Eier; und alle dekapoden Krebse haben zehn thorakale Beine und ein Strickleiternervensystem. Alle diese Gruppenmerkmale sind von so allgemeiner Natur, daß sie die verschiedensten Existenzbedingungen bald in dieser, bald in jener Form überdauern können, während viele Anpassungen, speziell die äußeren, an welche Nägel auch wohl allein gedacht hat, z. B. die

Fangeeinrichtung einer Drosera, auf ganz spezielle Existenzverhältnisse zugeschnitten sind und daher mit dem Wechsel der Lebensverhältnisse häufig abändern und um so inkonstanter erscheinen müssen, als nahverwandte Arten oft verschiedene Wohngebiete besitzen. Zunächst ist nun festzustellen, daß solche Gruppenmerkmale durchaus nicht immer indifferent oder gleichgültig sind. Die Nägelischen Gegensätze sind — abgesehen von der sprachlichen Inkorrekttheit, denn »morphologisch« und zur Organisation gehörig sind die nützlichen Eigenschaften ebenfalls — schon aus diesem Grunde nicht stichhaltig. Man darf nicht vergessen, daß die meisten Gruppencharaktere sich aus Zuständen entwickelt haben, denen gegenüber sie einen Fortschritt bedeuten. Das Strickleiter nervensystem ist wesentlich leistungsfähiger als ein ungegliedertes oder gar diffuses. Die primitiven Krebse hatten ohne Zweifel, wie noch jetzt viele Entomostraken, viele Paare von Schwimmbeinen, und hieraus hat sich der höhere Zustand der Dekapoden entwickelt mit thorakalen Gehbeinen und abdominalen Schwimmbeinen. Daß erstere in fünf Paaren vorhanden sind, hat seinen Grund in der auf Anpassung beruhenden allgemeinen Körperliederung (Kopf, Brust, Hinterleib) und in der Ausbildung der Mundwerkzeuge. Die meisten »Organisationsmerkmale« haben also einen durchaus adaptiven Charakter, wenn sie im Lichte der Abstammungslehre betrachtet werden<sup>1</sup>; aber sie gehören zu den »allgemeinen Anpassungen«, wie ich sie nennen möchte, weil sie sich unter den verschiedensten Lebensbedingungen bewähren, ebenso wie ein Taschenmesser ein allgemeines Schneide-Instrument ist gegenüber dem für eine spezielle Operation gefertigten chirurgischen Werkzeug. Weil nun diese Merkmale größerer systematischer Abteilungen universell-adaptiv sind, deshalb können sie auch sehr konstant sein. Einzelne Gruppencharaktere erscheinen uns indifferent und mögen es vielleicht auch jetzt sein, aber damit ist nicht ausgeschlossen, daß sie in Korrelation stehen mit einer nützlichen Eigenschaft, oder daß dies früher der Fall

---

<sup>1</sup> Potonié [1912, S. 193] bezeichnet sie daher direkt als »alt-adaptiv« und stellt sie in Gegensatz zu den »neu-adaptiven«, vor kurzem erworbenen Merkmalen. Botanische Beispiele von nützlichen Gruppencharakteren auch bei Lotsy, 1906/8, S. 674 ff.

war. Es ist also nicht richtig, wenn Jensen (1907, S. 9) schreibt: »Man kann es nicht als zweckmäßig bezeichnen, daß die Insekten gerade drei Paare von Beinen besitzen, die Dekapoden fünf Paare, die Schizopoden acht Paare, die Myriapoden beliebige andre Zahlen von Beinen«. Gerade die Tracheaten zeigen uns die allmähliche Vervollkommenung in den Lokomotionswerkzeugen sehr deutlich: viele Beine, das Erbteil der Anneliden, bei den Tausendfußlern — vier Paare bei den Spinnentieren, von denen eins häufig zum Tasten dient — drei Paare bei den Insekten, weil durch drei Punkte eine Ebene bestimmt wird. Ebensowenig ist es richtig, wenn Jensen (S. 11) von »indifferenten« Klassenmerkmalen der Sauger spricht. Alle die Verhältnisse, welche für die Mammalia charakteristisch sind: Haare, Reichtum an Hautdrusen, doppelter Condylus des Schädels, Größe des Großhirns Zwerchfell, Viviparie, konstante Bluttemperatur u. a. sind Verbesserungen im Vergleich zu der Organisation der Reptilien. Auch die Siebenzahl der Halswirbel ist nicht bedeutungslos, denn um einen schweren Schädel horizontal zu tragen, durfte der Hals nicht zu lang sein, und bei der einmal gegebenen Länge der Wirbel scheint sich jene Zahl bei der Stammform am besten bewahrt zu haben und ist dann von dieser auf alle Sauger übergegangen. Solche universell-adaptive Gruppencharaktere brauchen ubrigens nicht in dem Sinne konstant zu sein, daß sie in jeder Gattung oder Familie gleich gebaut sind. Im einzelnen findet man wohl immer Unterschiede, indem solche Charaktere von Gruppe zu Gruppe den verschiedensten Bedürfnissen gerecht werden können; so hat der Schwanz sich bei fast allen Saugern erhalten, weil er als Greif-, Ruder-, Balancier-, Stutz- und Steuerorgan oder als Fliegenwedel zu dienen vermag. Konstanz und Nutzlichkeit schließen sich also durchaus nicht aus, aber sie bedingen sich auch nicht. Alle speziellen Anpassungen können von Art zu Art und von Gattung zu Gattung sehr verschieden sein: z. B. finden wir bei nahverwandten Kolibris oft ganz verschiedene Schnabelformen, weil sie an verschiedene Blüten angepaßt sind. Nägeli's Behauptung, daß indifferentie Merkmale im allgemeinen konstanter sind als adaptive, ist daher unrichtig, und ebenso irrig ist es, daß die Eigenschaften nach der Selektionstheorie um so weiter verbreitet sein müßten, je nützlicher sie sind, denn Konstanz

und Nützlichkeit sind voneinander unabhängige Erscheinungen  
gemeine Anpassungen sind konstant, spezielle sehr wechselnd.

**Zusammenfassung.** Nägelis Behauptung, daß die indirekten Eigenschaften sich durch weitere Verbreitung zeichnen als die adaptiven, und daß besonders die Gemeinmerkmale einen indifferenten Charakter haben, nicht richtig. Die Eigentümlichkeiten der höheren systematischen Kategorien sind in erster Linie »allgemeine Anpassungen«, welche dem früheren Zustande gegenüber einen Fortschritt bedeuten, aber zugleich in Bau und Leistung so universell sind, daß sie für die verschiedensten Lebensbedingungen passen. Spezielle Anpassungen hingegen wechseln oft von Art zu Art oder von Gattung zu Gattung. Diese Tatsachen entsprechen vollkommen der Selektionstheorie.

#### Fünfter Einwand

von Korschinsky 1899, S. 277; Wasmann 1904, S. 172, u. a.

Weil die Arten vielfach durch indifference Merkmale voneinander unterschieden sind, so kann die Artbildung nicht auf Selektion beruhen. Hierauf ist zunächst zu erwarten, daß es im speziellen Falle oft unmöglich ist, zu unterscheiden, ob irgendwelche Artmerkmale, etwa ein bunter Fleck auf einer Blüte oder auf einem Blatt oder Käferbein, nützlich sind und irgendeine ökologische Bedeutung (Anlockung von Insekten, Schutz gegen solche, Nahrungsmittel) haben oder nicht. Je mehr man die Lebensweise eines Organismus studiert, um so mehr »Anpassungen« entdeckt man ihm. Man sei also mit seinem Urteil nicht voreilig und rasch bei Hand (vgl. S. 113ff.). Derselbe Wasmann, welcher obigen Einwand erhebt, zeigt S. 210ff., daß vier kleine Käfer der Kurzflüglergattung *Dinarda*, welche nur durch kleine Unterschiede in der Färbung und Größe voneinander abweichen, bei vier *Formica*-Arten als indirekte Gäste leben, und daß diese »vier *Dinarda*-Arten vier verschiedene Anpassungsformen eines und desselben generischen Typus an die verschiedenen Wirtsameisen darstellen«. Ohne die Kenntnis

Symbiose wurde man die spezifischen Unterschiede für bedeutungslos gehalten haben. Immerhin gebe ich völlig zu, daß namentlich Arten sehr häufig durch indifferente Merkmale sich unterscheiden, und da von einer Art sich eine ganze Gattung oder Familie ableiten kann, so können sie auch auf die höheren Kategorien unter Umständen übergehen. Daraus folgt aber nur, daß Selektion nicht allein bei der Artumwandlung tätig ist, sondern daß auch andre Faktoren hierbei mit-

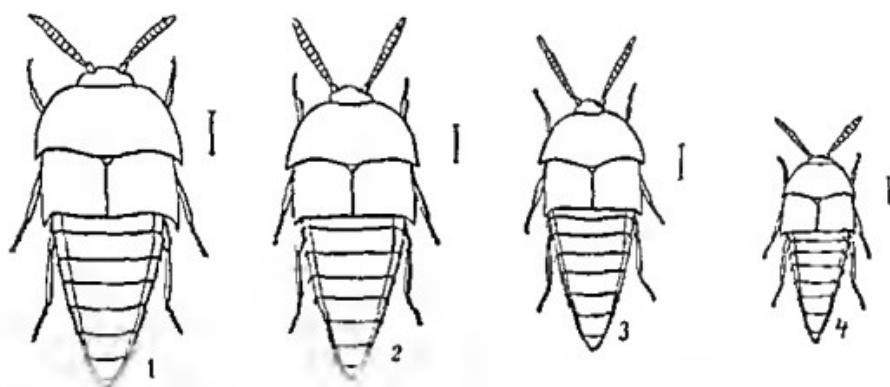


Fig. 27a. Diarida-Käferchen nach Wasmann 1. *D. Maerkeli* Kew. bei *Formica rufa*.  
2. *D. dentata* Grav. bei *F. sanguinea*. 3. *D. Hagensi* Wasm. bei *F. exsecta*. 4. *D. pygmaea* Wasm. bei *F. rufibarbis*.

spielen, wie sie Darwin selbst im direkten Einfluß der Außenwelt und in der Korrelation der Organe angenommen hat. Hat eine Form durch eine gewisse Summe von Anpassungen sich einen Platz in der Natur gesichert, so kann sie auf Grund lokaler Einflüsse in Arten bzw. Rassen zerfallen, welche durch kleine indifferente Charaktere gesondert sind.

#### Sechster Einwand

von Wolff (1898, S. 30)

Es gibt zusammengesetzte Organe und verwickelte Anpassungen, deren Komplikation nur sprungweise erreicht sein kann, während die Selektionslehre kleine, allmählich aufeinander folgende Stufen der Vervollkommenung voraussetzt.

und Nützlichkeit sind voneinander unabhängige Erscheinungen: allgemeine Anpassungen sind konstant, spezielle sehr wechselnd.

**Zusammenfassung.** Nägelis Behauptung, daß die indifferenten Eigenschaften sich durch weitere Verbreitung auszeichnen als die adaptiven, und daß besonders die Gruppenmerkmale einen indifferenten Charakter haben, ist nicht richtig: Die Eigentümlichkeiten der höheren systematischen Kategorien sind in erster Linie »allgemeine Anpassungen«, welche dem früheren Zustande gegenüber einen Fortschritt bedeuten, aber zugleich in Bau und Leistungen so universell sind, daß sie für die verschiedensten Lebensbedingungen passen. Spezielle Anpassungen hingegen wechseln oft von Art zu Art oder von Gattung zu Gattung. Diese Tatsachen entsprechen vollkommen der Selektionstheorie.

### Fünfter Einwand

von Korschinsky 1899, S. 277; Wasmann 1904, S. 172, u. a.

Weil die Arten vielfach durch indifference Merkmale voneinander unterschieden sind, so kann die Artbildung nicht auf Selektion beruhen. Hierauf ist zunächst zu erwidern, daß es im speziellen Falle oft unmöglich ist, zu unterscheiden, ob irgendwelche Artmerkmale, etwa ein bunter Fleck auf einer Blüte oder Haare auf einem Blatt oder Käferbein, nützlich sind und irgendeine biologische Bedeutung (Anlockung von Insekten, Schutz gegen solche, Reinigungsmittel) haben oder nicht. Je mehr man die Lebensweise eines Organismus studiert, um so mehr »Anpassungen« entdeckt man an ihm. Man sei also mit seinem Urteil nicht voreilig und rasch bei der Hand (vgl. S. 113 ff.). Derselbe Wasmann, welcher obigen Einwand erhebt, zeigt S. 210ff., daß vier kleine Käfer der Kurzflüglergattung *Dinarda*, welche nur durch kleine Unterschiede in der Färbung und Größe voneinander abweichen, bei vier *Formica*-Arten als indifference Gäste leben, und daß diese »vier *Dinarda*-Arten vier verschiedene Anpassungsformen eines und desselben generischen Typus an die vier verschiedenen Wirtsameisen darstellen«. Ohne die Kenntnis dieser

zu rechnen hat. Es kann sich immer nur um einen wechselnden Betrag dieser Unterschiede handeln, so daß also keine scharfe Grenze zwischen dem Darwinschen allmählichen und dem Köllikerschen sprungweisen Transformismus vorhanden ist. Ob die Variationen durch eine etwas größere oder kleinere Kluft voneinander getrennt sind, ist für die Selektion gleichgültig. Diese muß einsetzen, sobald nur Unterschiede von vitaler Bedeutung an die Variationen geknüpft sind.

Wolff glaubt nun Einrichtungen gefunden zu haben, deren Komplikation nur sprungweise erreicht sein kann, nämlich die untergetauchte, zur Befruchtung sich plötzlich loslösende männliche Blüte von *Vallisneria spiralis* und die »Rolle« des oberen schiefen Augenmuskels der Sauger. Die Vallisnerie (Fig. 28) stammt offenbar von Landpflanzen ab und ist allmählich in immer tieferes Wasser eingewandert, wobei wahrscheinlich Selektion insofern mitwirkte, als die Pflanzen um so mehr vor Zerstörung durch Landtiere gesichert waren, je mehr sie sich vom Ufer der Gewässer entfernten. Bei dieser Einwanderung in das Wasser, die sicherlich allmählich erfolgte, muß ein Zeitpunkt gekommen sein, wo die Blüten sich im Niveau des Wasserspiegels befanden, bzw. im Begriff standen, zu submersen Organen zu werden. Auf diesem Stadium entwickelte sich eine Varietät, deren männliche Blüten sich ablösten und auf dem Wasserspiegel schwammen, während die weiblichen sich auf diesem erhielten, indem ihre Stiele in Schraubenwindungen bis zu ihm emporwuchsen. Eine solche Varietät konnte in größere Wassertiefen einwandern und war dadurch so geschützt, daß sie allein im Kampf ums Dasein erhalten blieb. Dieser Fall scheint mir nicht die geringste Schwierigkeit zu bereiten, denn es war nicht nötig, daß die Anpassung der männlichen Blüte in derselben Generation erfolgte, wie die der weiblichen. Jene kann zuerst als zufällige indifferente Variation aufgetreten sein, d. h. zuerst schwammen die männlichen Blüten zwischen den festsitzenden, nicht veränderten weiblichen umher; darauf erhielten die weiblichen verlängerte Blütenstiele, es folgte die Einwanderung in tieferes Wasser, und nun erst setzte der Kampf ums Dasein ein, indem nur solche Individuen erhalten blieben, deren Pollenträger sich loslösten. Dieses Beispiel paßt gar nicht auf den von Wolff zitierten

Wolff bezieht sich auf einen Satz Darwins, welcher in dem 6. Kapitel des Ursprungs der Arten den Abschnitt über die »Übergangsweisen« eröffnet (S. 211). Er lautet: »Ließe sich irgend ein zusammengesetztes Organ nachweisen, welches unmöglich entstehen konnte, durch zahlreiche kleine aufeinander folgende Veränderungen, so müßte meine Theorie unbedingt zusammenbrechen.« Darwin zeigt dann weiter, wie äußerst vorsichtig man mit der Behauptung sein muß, »ein Organ habe nicht durch stufenweise Veränderungen irgend einer Art gebildet werden können«, indem er hinweist auf die polyfunktionellen Organe, bei denen später eine Funktion die vorherrschende oder alleinige wird, auf den Funktionswechsel und auf die Erscheinungen der Neotanie<sup>1</sup>. In allen diesen Fällen können Organe oder der Habitus sich verhältnismäßig rasch umändern, ohne daß von einer im eigentlichen Sinne sprungweisen Evolution die Rede sein kann, wie sie etwa Kölliker (1864, S. 181) in seiner Theorie der heterogenen Zeugung auf Grund der Erscheinungen des Generationswechsels annahm. Darwin wollte mit jenem Satz sagen, daß ein kompliziertes Organ, etwa ein Auge, ein Gehörapparat, ein Kehlkopf, nie plötzlich sprungartig entstanden sein kann, denn das würde voraussetzen, daß eine ganze Anzahl von Variationen zufällig zu gleicher Zeit und in solcher Form entstanden, daß ein harmonisches Zusammenwirken sofort möglich war. Eine solche Annahme wäre absurd, und ist auch meines Wissens von keinem Forscher vertreten worden. Darwin wollte aber mit jenem Satze nicht sagen, daß nicht eine einzelne kleinere oder größere Abänderung einmal plötzlich auftreten könne; hat er doch selbst an verschiedenen Stellen seiner Schriften auf solche »sports« oder »single variations« (einhufige Schweine, stummelschwänzige Katzen, hornlose Rinder, Knospenvariationen, vgl. den achten Einwand) hingewiesen. Es ist ferner selbstverständlich, daß jede Deszendenzlehre mit »Schritten« oder »Sprüngen«, d. h. mit meßbaren oder sonst deutlich wahrnehmbaren Unterschieden, die von einer Generation zur nächsten auftreten,

---

<sup>1</sup> Neotanie, d. h. »Festhalten der Kindheitsmerkmale« durch früheres Auftreten der Fortpflanzungsperiode, so daß diese während der Larvenzeit eintritt. In diesem Sinne faßt man die Perennibranchiaten (*Proteus*, *Amblystoma*) als geschlechtsreife Larven auf.

zu rechnen hat. Es kann sich immer nur um einen wechselnden Betrag dieser Unterschiede handeln, so daß also keine scharfe Grenze zwischen dem Darwinischen allmäßlichen und dem Köllikerschen sprungweisen Transformismus vorhanden ist. Ob die Variationen durch eine etwas größere oder kleinere Kluft voneinander getrennt sind, ist für die Selektion gleichgültig. Diese muß einsetzen, sobald nur Unterschiede von vitaler Bedeutung an die Variationen geknüpft sind.

Wolff glaubt nun Einrichtungen gefunden zu haben, deren Komplikation nur sprungweise erreicht sein kann, nämlich die untergetauchte, zur Befruchtung sich plötzlich loslösende männliche Blute von *Vallisneria spiralis* und die »Rolle« des oberen schiefen Augenmuskels der Säuger. Die Vallisnerie (Fig. 28) stammt offenbar von Landpflanzen ab und ist allmäßlich in immer tieferes Wasser eingewandert, wobei wahrscheinlich Selektion insofern mitwirkte, als die Pflanzen um so mehr vor Zeistörung durch Landtiere gesichert waren, je mehr sie sich vom Ufer der Gewässer entfernten. Bei dieser Einwanderung in das Wasser, die sicherlich allmäßlich erfolgte, muß ein Zeitpunkt gekommen sein, wo die Blüten sich im Niveau des Wasserspiegels befanden, bzw. im Begriff standen, zu submersen Organen zu werden. Auf diesem Stadium entwickelte sich eine Varietät, deren männliche Blüten sich ablösten und auf dem Wasserspiegel schwammen, während die weiblichen sich auf diesem erhielten, indem ihre Stiele in Schraubenwindungen bis zu ihm emporwuchsen. Eine solche Varietät konnte in größere Wassertiefen einwandern und war dadurch so geschützt, daß sie allein im Kampf ums Dasein erhalten blieb. Dieser Fall scheint mir nicht die geringste Schwierigkeit zu bereiten, denn es war nicht nötig, daß die Anpassung der männlichen Blute in derselben Generation erfolgte, wie die der weiblichen. Jene kann zuerst als zufällige indifferente Variation aufgetreten sein, d. h. zuerst schwammen die männlichen Blüten zwischen den festsitzenden, nicht veränderten weiblichen umher; darauf erhielten die weiblichen verlängerte Blütenstile, es folgte die Einwanderung in tieferes Wasser, und nun erst setzte der Kampf ums Dasein ein, indem nur solche Individuen erhalten blieben, deren Pollenträger sich loslösten. Dieses Beispiel paßt gar nicht auf den von Wolff zitierten

Darwinschen Satz, denn von einem »zusammengesetzten Organ« kann in diesem Falle überhaupt nicht die Rede sein; ich verstehe auch nicht, wie ein sonst so kritischer Kopf wie Delage (1895, S. 376; 2. Aufl.

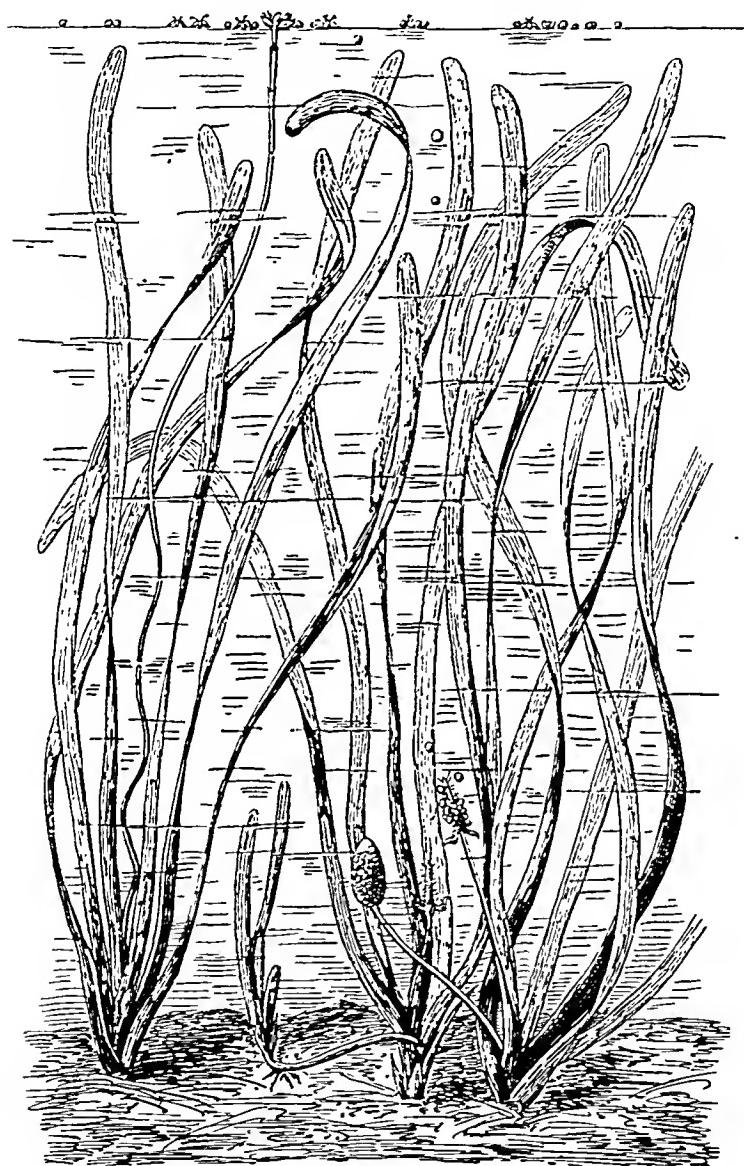


Fig. 28. *Vallisneria spiralis* nach A. Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben I, S. 625.

1903, S. 403) dieses Beispiel gegen Darwin ausspielen kann, indem er behauptet: »Es ist einleuchtend, daß, wenn das Abreißen der untergetauchten Blüten durch progressive Modifikationen in der Wider-

standsfähigkeit des Stiels erfolgte, die ersten Stadien dieser Veränderungen für die Pflanze ohne Wert waren, und daß Selektion sie nicht hat entwickeln können.« Dieser Satz ist an sich völlig richtig, aber er beweist nichts gegen das Selektionsprinzip, denn die Auslese beginnt immer erst, nachdem die Variationen da sind. Die hier diskutierte Anpassung der Ablösung eines Pflanzenteils ist so einfach, daß sie spontan durch Keimplasmavariation entstanden sein kann und nicht erst allmählich gezüchtet zu werden brauchte.

Noch viel einfacher liegt die Sache mit dem zweiten Beispiele von Wolff, dem Musculus trochlearis oder obliquus superior des Auges der Säuger (Fig. 29). Bei den Fischen bis herauf zu den Vogeln hat der obere schiefe Augenmuskel im wesentlichen denselben Verlauf wie der untere, indem er von einer der Trochlea entsprechenden Stelle, also von der vorderen Portion der medialen Orbitalwand entspringt und sich also ungefähr so verhält wie die Sehne ( $\tau$ ) dieses Muskels bei den höheren Säugern. Bei *Echidna* ist der Muskel etwas größer geworden und hat sich dabei in eine vordere und eine hintere Portion gespalten; da die letztere sich wegen des beschränkten Raumes nicht in gerader Richtung verlängern kann, so biegt sie sich im Winkel nach hinten um und wird an der Knickungsstelle durch einen Sehnenstreifen festgehalten, womit im Prinzip die Einrichtung einer Rolle gegeben ist. Bei *Ornithorhynchus* hat sich die vordere Portion rückgebildet, die hintere allein ist erhalten, und ihre Sehne reicht vom Bulbus bis zur Trochlea, während der Muskel sich nach hinten zu verlängert hat, um schließlich bei den übrigen Saugern bis zur Ursprungsstelle der geraden Muskeln, also so weit wie irgend möglich ist, nach hinten

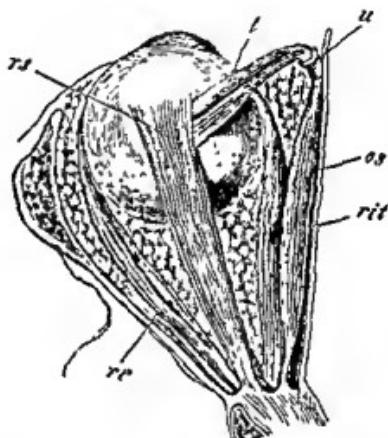


Fig. 29. Die Muskeln des menschlichen Auges von oben.  $rs$  Rectus superior,  $re$  Rectus externus,  $ri$  Rectus internus,  $os$  Obliquus superior,  $r$  Sehne dieses Muskels,  $u$  Knorpelrolle an der inneren Wand der Augenhöhle, um welche die Sehne  $r$  von  $os$  läuft. Nach Eckstein, Zoologie.

sich fortzusetzen<sup>1</sup>. Die Monotremen zeigen also sehr deutlich, daß der komplizierte Verlauf des oberen schiefen Augenmuskels über eine Sehnenschleife hinweg allmählich entstanden ist und hier von keiner sprungweisen Entwicklung die Rede sein kann. Daß am Ursprunge eines Muskels sich sehnige Partien entwickeln und später eine isolierte Stellung einnehmen, ist nichts Ungewöhnliches und erklärt sich aus einem durch viele Generationen hindurch ausgeübten starken Zuge, welchem die Gewebe hier ausgesetzt sind. Neuerdings hat sich Nußbaum (1906, S. 18) mit unserm Thema beschäftigt und ist ebenfalls für eine sprungartige Entwicklung eingetreten. Er nimmt — wie mir scheint mit Recht — an, daß die beiden Muskeln von *Echidna* aus derselben Anlage stammen, da sie von demselben Nervus trochlearis versorgt werden, woraus weiter folgt, daß diese Anlage sich gespalten haben muß. Mit andern Worten, die phyletische Differenzierung begann, wie in so vielen Fällen, während der Embryonalperiode. Deshalb braucht aber nicht plötzlich, von einer Generation zur andern, sich der Wechsel vollzogen zu haben. Die Spaltung kann zuerst unvollkommen gewesen sein und erst allmählich zu zwei scharf gesonderten Muskeln geführt haben, von denen der vordere später verschwand. Ich leugne durchaus nicht, daß sprungartige Variationen vorkommen können und werde weiter unten auf diese Frage näher eingehen, aber im vorliegenden Falle fehlt jeder Beweis für eine solche Annahme. Gegen den eingangs zitierten Darwinschen Satz kann der obere schiefe Augenmuskel jedenfalls nicht ins Feld geführt werden, weil er überhaupt kein »kompliziertes Organ« darstellt.

**Zusammenfassung.** Es ist bis jetzt kein kompliziertes Organ bekannt, von dem man annehmen müßte, daß es sprungartig entstanden sei. Die von Wolff vorgebrachten Anpassungen der sich ablösenden *Vallisneria*-Blüte und des oberen schiefen Augenmuskels können überhaupt nicht als kompliziert gelten, wie auch nichts dafür spricht, daß sie plötzlich aufgetreten sind.

---

<sup>1</sup> Siehe Gegenbaur, Vergl. Anatomie. 2. Aufl. 1. 1898. S. 942 und Anatomie des Menschen. 6. Aufl. 2. 1896. S. 583

### Siebenter Einwand

von Pfeffer (1894), und in ähnlicher Form von Goette (1898), Cunningham (1898) u. a.

Die Lehre von der allmählichen Züchtung der neuen Rassen ist unnötig; es genügt die Annahme, daß der Kampf ums Dasein von jeder Art einen guten Durchschnittstypus erhält, welcher durch den Wechsel der äußeren Verhältnisse von Zeit zu Zeit umgeändert und in eine neue Form verwandelt wird.

Der verdienstvolle Hamburger Zoologe G. Pfeffer hat das Bestreben gehabt, die an sich schon so einfache Darwinsche Lehre noch mehr zu vereinfachen, und hat geglaubt, aus derselben die durch Personalauslese auf Grund von Organisationsvorteilen bedingte Züchtung, d. h. die allmähliche Steigerung<sup>1</sup> der Charaktere, zu immer hoherer Vollkommenheit entfernen zu können. Er (1894, Nr. 1, S. 31) drückt dies so aus: »Der Kampf ums Dasein merzt alle schlechten Stücke aus und läßt einige dem Durchschnitt der tadellosen Stücke angehörende Individuen der Art überleben; Veränderungen der äußeren Lebensbedingungen verändern die Arten, indem sie den Durchschnitt der überlebenden Stücke verändern, der Masse der Art also ein andres Gesamtgepräge aufdrücken und sie Verwandten gegenüber als eine andre Rasse, Varietät oder Art erscheinen lassen. Der übrige Teil der Darwinischen Lehre, nämlich die allmäßliche Züchtung der neuen Rassen und Arten, erscheint somit unnötig; der ursprüngliche Darwinische Grundsatz vom Überleben des Passenden genügt für das Verständnis der in Frage kommenden Formveränderungen.«

Wie aus seinen weiteren Ausführungen hervorgeht, erkennt Pfeffer einen Kampf ums Dasein nur an erstens in der Form der Massenvernichtung, wenn z. B. große physische Gewalten (Erdbeben, Überschwemmung usw.) zahlreiche Individuen eliminieren, und zweitens in der Form der Ausmerzung pathologischer Exemplare. Das Resultat dieses Kampfes ist, daß der Durchschnitt der Überlebenden sich ein wenig erhebt über den Geburtsdurchschnitt, und ein guter, in seinen einzelnen Gliedern fast völlig gleichartiger Mittelschlag übrig bleibt. Pfeffer leugnet

<sup>1</sup> Wie der Ausdruck »Steigerung« zu verstehen ist, geht aus S. 65 hervor.

aber mit Entschiedenheit einen Konkurrenzkampf zwischen den Individuen dieses Durchschnittstypus und damit eine Auslese bevorzugter und eine Elimination minderwertiger Exemplare. Die divergente Evolution (Spaltung in Arten) und die Anpassungen werden nach ihm hervorgerufen durch die äußereren Existenzbedingungen, im Zusammenhang mit den in den Organismen tätigen Kräften.

Ähnliche, wenngleich weniger scharf präzisierte Ansichten finden wir bei Goette (1898, S. 26), welcher behauptet, daß die Ursachen für den Formenwechsel und die Anpassungen »nicht sowohl im individuellen Nutzen und in dem Kampf ums Dasein gegen andre Tiere zu suchen sind, als vielmehr in dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts«. Im Heerlager der strengen Lamarckianer begegnet man ebenfalls nicht selten der Ansicht, daß der Einfluß des »monde ambiant« genügt, um alles ohne Selektion durch direkte Bewirkung zu erklären. So weist z. B. Cunningham (1898, S. 189 und 1900, S. 16) auf das geteilte Auge von *Anableps* hin, dessen obere Hälfte zum Sehen in der Luft und dessen untere zum Sehen im Wasser eingerichtet ist, um daraus zu schließen, daß eine derartige Organisation bei einem Fisch nicht ohne die entsprechende Gewohnheit, das Auge zur Hälfte aus dem Wasser herauszuhalten, eintreten könnte. »Eine ähnliche Argumentation hat Gültigkeit für viele andere spezielle Anpassungsfälle, und die logische Schlußfolgerung ist, daß die Gewohnheiten und die Lebensbedingungen die betreffende Modifikation bestimmten.«

Die Anschauungen der genannten Forscher lassen sich vom Darwinischen Standpunkt aus in doppelter Weise als irrig dartun, erstens indem man zeigt, daß alle Vorbedingungen für eine Personalauslese erfüllt sind, indem die Individuen einer Art verschieden auf dieselben Reize reagieren, und daß hieraus notwendigerweise ein Konkurrenzkampf dieser Artgenossen resultieren muß. Hierauf gehe ich im zweiten und fünften Kapitel näher ein. Zweitens, indem man dartut, daß der Einfluß der Außenwelt allein nicht genügt zur Erklärung der Tatsachen, was im folgenden geschehen soll.

Daß veränderte Lebensbedingungen umgestaltend auf jeden Organismus einwirken, ist durch tausendfältige Erfahrung bewiesen, aber ebenso sicher scheinen mir folgende zwei Sätze zu sein:

1. Zahllose Anpassungen sind unter relativ gleichbleibenden äußeren Verhältnissen entstanden und langsam vervollkommen worden;

2. ändern sich die äußeren Verhältnisse, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß hierdurch ein Organ in ungünstiger Weise beeinflußt wird, viel größer als daß es verbessert wird, denn für diesen Fall sind immer nur eine oder einige wenige Möglichkeiten vorhanden, während zahllose Wege zur Verschlechterung führen. Der regellose Wechsel der äußeren Faktoren kann daher allein nie zu einer allmählichen Vervollkommenung

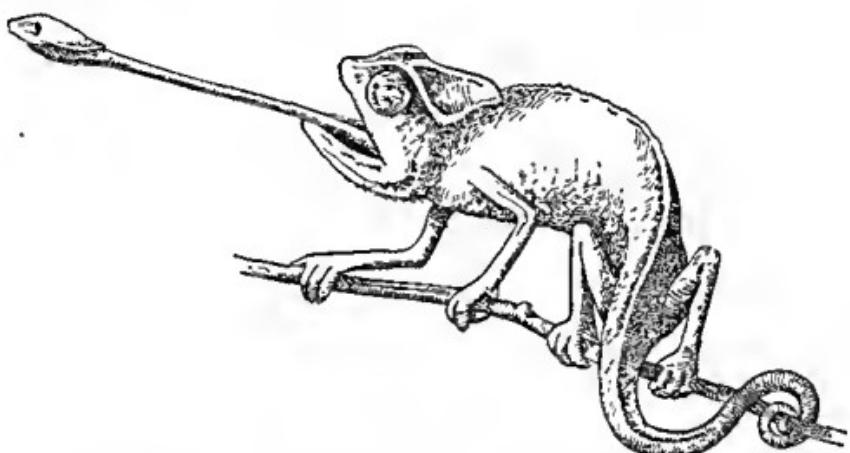


Fig. 30. *Chamaeleo vulgaris* mit langer Fangzunge zum Ergreifen von Insekten und mit Klammerfüßen und Wickelschwanz, um sich an dunned Zweigen festzuhalten zu können.

eines Organs geführt haben. Dies ist nur möglich, wenn der Kampf ums Dasein alle diejenigen Individuen ausmerzt, welche zufällig nicht in der erwünschten Richtung abanderten.

Zur Illustration dieser Sätze denke man z. B. an die Chamaleonzunge (Fig 30) und an die Augen der Gastropoden, welche vom einfachen Pigmentbecher an bis zu komplizierten Organen sich entwickelt haben. Niemand wird glauben, daß in diesen Fällen die Vervollkommenung bloß durch die beständig wechselnden Einflüsse der Außenwelt Stufe um Stufe bewirkt worden ist. Ich bin überzeugt, daß die Wirkung gleich bleibender äußerer Faktoren sich im Laufe der Generationen verstärken und eventuell sogar zu exzessiven Bildungen (s. Register)

führen kann, wie ja auch vielfach individuell mit der Zeitdauer die Wirkungen einer Ursache (z. B. die schädlichen Folgen des Alkohols, die günstigen verbesserter Ernährung) zunehmen. Ein durch viele Generationen beständig wiederkehrender Reiz mag also vielleicht eine einfache, nur aus einem histologischen Element bestehende Anpassung, z. B. die Schwielen des Kamels, hervorgerufen haben, wobei ich die Erblichkeit solcher Reizwirkungen voraussetze. Die meisten Anpassungen aber bestehen aus vielen, harmonisch zusammenwirkenden Teilen. Eine solche Komplikation kann weder durch eine Reizqualität von langer phyletischer Dauer, noch durch den regellosen Wechsel vieler äußerer Reize erzeugt worden sein. Die eidechsenartigen Vorfahren des Chamäleons haben sicherlich ihre Zunge etwas vorstrecken, vielleicht auch schon Insekten mit Hilfe derselben ergreifen können, wie aber sollte es möglich gewesen sein, daß bloß durch Wechsel in der Art der Insektennahrung oder anderer äußerer Einflüsse aus einer einfachen Eidechsenzunge eine so raffinierte Schußwaffe wurde. Ebensowenig ist zu begreifen, wie durch geringfügige Änderung der Lebensweise der Pigmentbecher einer Schnecke veranlaßt wurde, sich zu schließen, um dann bei einem abermaligen Wechsel eine Linse zu bilden. Wir haben keinen Grund zu der Annahme, daß seit dem Kambrium sich die Lichtverhältnisse, welche auf ein Schneckenauge einwirken konnten, wesentlich verändert haben, und diese können doch wohl hierfür allein in Betracht kommen, nicht etwa Modifikationen der Ernährung, Bewegung, der umgebenden Temperatur und dergleichen. Man betrachte ferner die Fische der Tiefsee (Fig. 103—105)! Welche Fülle seltsamer und verschiedenartigster Gestalten mit den raffiniertesten Anpassungen trotz der außerordentlichen Gleichförmigkeit der Existenzbedingungen, die sich seit dem Beginn der Tertiärzeit höchstens in der Temperatur etwas verändert haben dürften. Jeder, welcher sich mit Planktonstudien beschäftigt hat, muß erstaunt gewesen sein über den schier unbegrenzten Formenreichtum, den die in ihren physikalischen Verhältnissen so monotone Wasseroberfläche des Meeres birgt. Salzgehalt, Strömung, Temperatur, Lichtfülle und Wellenschlag schwanken selbstverständlich von Ort zu Ort, aber trotzdem steht die Zahl der Gestalten und Differenzierungen in gar keinem Verhältnis zu derjenigen der wechselnden

äußerer Faktoren, wenn wir den Konkurrenzkampf der Organismen unter- und gegeneinander nicht mitrechnen. Dazu kommt, daß die physikalischen Reize in den oberflächlichen Wasserschichten um ein Mittel hin und her pendeln (zunehmende Temperatur und Lichtintensität im Sommer, abnehmende im Winter und dergleichen) wodurch eine andauernde Steigerung der Reizwirkungen zur Unmöglichkeit wird. Und trotzdem zeigen allein die Radiolarien eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der Skelette und einen ungeahnten Reichtum an zierlichen mechanischen Anpassungen (vgl. Häcker, Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1906), von Diatomeen, und Foraminiferen, Medusen, Pteropoden, Heteropoden, Sagitten und Krebsen gar nicht zu reden! Wechselvoll in tausend Abstufungen und Formen spielt sich in der weiten Wasserwüste nur der Kampf der Lebewesen ab, und dieser, der ja im Grunde genommen nur ein Glied in der Kette der äußeren Faktoren ist, muß die Haupttriebkraft der Evolution gewesen sein. Wir sehen also, daß trotz großer Eintönigkeit in den chemisch-physikalischen Komponenten das organische Leben sich vielfach zu höchster Blüte entwickelt hat.

Nun bestreite ich natürlich nicht, daß die Vorfahren der rezenten Arten auf den meisten Gebieten der Erde im Laufe der geologischen Epochen mannigfache Wechsel ihrer Umgebung in bezug auf Klima, Vegetation u. a. durchlebt haben. Aber wie konnten derartige Wechsel eine beständige Steigerung der Organisationshöhe bewirken, wie es Pfeffer annimmt? Vom einfachen Pigmentbecher bis zum Cephalopodenauge ist ein weiter Weg, der langsam Stufe für Stufe zurückgelegt werden mußte; wenn diese Stufen nun immer durch äußere Faktoren veranlaßt wurden, welche Weisheit erklärt uns dann die sich hierin offenbarende prästabilierte Harmonie? Als die Bildung einer Linse erforderlich war, weshalb anderten sich gerade damals die Existenzbedingungen so, daß sie das erwünschte Resultat bewirkten? Sie hätten doch auch eine Rückbildung oder irgend eine indifferente Veränderung veranlassen können. Und wie konnte derselbe Wechsel im Klima oder dergleichen bei den verschiedensten Arten die jeweiligen verschiedensten Bedürfnisse befriedigen? Und wie konnte dieselbe äußere Veränderung reziproke Anpassungen, z. B. die Blumen und die Mundwerkzeuge der die Bestäubung vermittelnden Insekten, hervorrufen oder auf eine

höhere Stufe rücken? Klimatische Faktoren müssen alle Individuen einer Art im wesentlichen gleich beeinflussen; sie vermögen nur »bestimmte«, aber nicht »individuell fluktuierende«, von Person zu Person wechselnde, »zufällige« Variationen hervorzurufen. Nur die letzteren können so vielseitig sein, daß die richtige Variation in jedem Moment vorhanden ist. Es ist klar, wer wie Pfeffer und Goette von »dem niemals ruhenden Wechsel des ganzen Naturhaushalts« ausgeht, der strandet entweder an einer prästabilierten Harmonie oder an einem dem Organismus immanenten Vervollkommenungstrieb, dessen Beteiligungen, durch die äußeren Faktoren veranlaßt, gleichsam ausgelöst werden. Pfeffer hat auch diese Konsequenz gezogen. Er findet, daß der Rouxsche Kampf der Teile im Organismus um Nahrung und Raum alle Anpassungen hervorruft. »Es kämpfen bei der Bildung jedes Organismus sämtliche Teile, und das Endergebnis ist, daß das, was der Organismus nach Erledigung seiner Entwicklung, also seines Hauptwachstums, an Teilen hervorbringt, etwas Gutes ist, das Beste, was er aus dem Vorhandenen überhaupt hervorbringen konnte; denn der Kampf der Teile ließ ja nur das funktionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare, überleben.« Es liegt eigentlich offen zutage, daß Pfeffer die Tragweite dieses Prinzips weit überschätzt, denn wenn sich die Existenzbedingungen ändern, werden die Teile verschieden hiervon betroffen, und der Kampf derselben muß eine andre Form annehmen. Aber woher kommt es, daß dieses veränderte, rein mechanische Spiel der Kräfte nun sofort wieder etwas Zweckmäßiges liefert, wo die Chancen für die Erzeugung einer Verschlechterung doch weit größer sind? Ich gehe auf die Bedeutung des Rouxschen Prinzips jedoch in extenso erst im dritten Kapitel ein und betone nur noch, daß es wenig konsequent ist, den Kampf ums Dasein in der denkbar schroffsten Form als Intrapersonalkampf zuzugeben, aber die mildere Stufe der Konkurrenz der Artgenossen zu leugnen. Endlich sei rücksichtlich der oben zitierten Bemerkungen von Cunningham hervorgehoben, daß kein Darwinist den tiefgreifenden Einfluß der Lebensgewohnheiten leugnen wird, und daß ich persönlich auch davon überzeugt bin, daß die hierdurch bewirkten Veränderungen von den Eltern auf die Kinder zum Teil übergehen und so eine allmähliche Steigerung des Effekts im Laufe der Generationen

eintritt. Sicherlich aber wird dieser Einfluß sich an den verschiedenen Individuen verschieden äußern und dadurch der Selektion Gelegenheit zum Eingreifen bieten. In dem Falle von *Anableps* werden vielleicht einige Individuen gar nicht, andere nur unvollkommen die Gewohnheit angenommen haben, das Auge zur Hälfte aus dem Wasser zu halten, und jene werden dadurch benachteiligt worden sein. Von denjenigen Tieren, welche die Gewohnheit annahmen, werden einige sich rasch, andre sich langsam verändert haben und in verschieden günstigem Grade, was eine Auslese zur Folge hatte. Cunninghams Einwand sagt daher in Wirklichkeit nichts gegen die Selektionslehre, sondern bestätigt nur die alte Wahrheit, daß die Zuchtwahl an sich nichts Neues schaffen kann.

**Zusammenfassung.** Die Darwinsche Lehre läßt sich nicht dadurch vereinfachen, daß man den Konkurrenzkampf der Arten und Artgenossen leugnet und nur die Elimination krankhafter Individuen zugibt. Die Entstehung der Arten und der Anpassungen wäre dann nur eine Folge der regellos wechselnden chemisch-physikalischen Faktoren; diese Annahme genügt nicht, weil sie den Formenreichtum monotoner Lebensgebiete und die Entstehung komplizierter Anpassungen unerklärt läßt.

#### Achter Einwand

von H. de Vries (1901, S. 83 und ähnlich an vielen andern Stellen in 1903, 1906, 1912):

Die Darwinsche Selektionstheorie rechnet mit Fluktuationen, d. h. mit quantitativen Unterschieden der Eigenschaften nach Plus und Minus. Dadurch können aber keine neuen Merkmale hervorgerufen werden, zumal die Fluktuationen nichterblich sind, weil ihr Ausbildungsgrad von den äußeren Faktoren abhängt. Der eigentliche Darwinismus ist daher verfehlt, denn Selektion von Fluktuationen hat nie dauernden Erfolg. Die neuen erblichen Eigenschaften treten sprungartig und richtungslos als »Mutati-

onen« auf und somit beruht der phyletische Fortschritt auf fortgesetzter Selektion von Mutationen. Der Gegensatz zwischen Fluktuationen und Mutationen war zu Darwins Zeiten nicht bekannt.

Dieser Einwand zieht sich, bald in dieser, bald in jener Form, durch alle Schriften von de Vries hindurch und ist das Hauptargument, um den Eindruck hervorzurufen, daß die Mutationstheorie einen wesentlichen Fortschritt gegenüber dem Darwinismus bedeute. Viele Gegner desselben, namentlich aus dem klerikalen Heerlager, haben die Ansichten des holländischen Botanikers mit Jubel aufgegriffen, um daraus zu folgern, daß die mechanische Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit durch das Selektionsprinzip endgültig widerlegt sei; sie übersahen dabei, daß de Vries ein noch extremerer Verteidiger der natürlichen Zuchtwahl ist als Darwin, denn dieser war gleichzeitig ein Anhänger Lamarcks und als solcher überzeugt, daß somatogene Eigenschaften unter Umständen erblich sein können, während de Vries sich Weismann angeschlossen hat und nur mit blastogenen Variationen rechnet. Der obige Einwand ist völlig hinfällig und erklärt sich daraus, daß de Vries die Ansichten Darwins ganz unrichtig wiedergegeben und einen Gegensatz konstruiert hat, der in Wirklichkeit gar nicht existiert. Dieses Kunststück hat er dadurch fertig gebracht, daß er die Bezeichnung »fluktuerende Variationen« in einem ganz andern Sinne braucht als Darwin. Letzterer versteht darunter erbliche Veränderungen, de Vries hingegen nichterbliche. Darwin ließ (s. Einleitung, S. 7) die nichterblichen Variationen ganz außer Betracht, weil sie für die Deszendenzlehre nach seiner Ansicht keine Bedeutung haben, und unterschied unter den erblichen Variationen zwei Sorten:

1. die »bestimmten«, welche bei allen Individuen einer Art im wesentlichen gleich ausfallen, weil sie durch die gleichen Reize der Außenwelt hervorgerufen werden;

2. die »unbestimmten«, »individuellen« oder »fluktuerenden«, welche bei einzelnen Individuen sich zeigen, und die er auch wohl »spontane« nennt, weil sich keine Ursache für ihr plötzliches Auftreten angeben läßt,

Obwohl Darwin die Bedeutung der »definite variability« keineswegs unterschätzte, rechnete er doch hauptsächlich mit der »fluctuating variability« aus Gründen, die bei Besprechung des vorigen Einwandes schon angedeutet sind und bei Erörterung des Gegensatzes zwischen Lamarckismus und Selektionstheorie ausführlich behandelt werden sollen (siehe Kap. V). Der springende Punkt ist, daß die Fluktuationen zwar in der Regel nur unbedeutende Abänderungen darstellen, daß sie aber in ihrer Qualität richtungslos nach allen Seiten auseinandergehen und sehr häufig sind, so daß im entscheidenden Moment die vom Kampf ums Dasein geforderte Variation wenigstens bei einigen Individuen einer Art vorhanden sein wird. Zuweilen erzeugt die fluktuierende Variabilität vereinzelte Abweichungen, welche sich sehr beträchtlich unterscheiden und plötzlich auftreten, so namentlich bei den »Knospenvariationen« der ungeschlechtlich vermelirten Pflanzen. Er sagt von solchen Sprungvariationen (Var. II, S. 109): »Alle die oben aufgezählten Charaktere, welche in einem vollkommenen Zustande auf einige der Nachkommen überliefert werden und auf andre nicht, — die distinkten Farben, Nacktheit der Haut, Glätte der Blätter, das Fehlen von Hörnern oder dem Schwanz, überzählige Zehen, Pelorismus, zwerghafte Struktur usw. — alle diese sind, wie man weiß, plötzlich bei individuellen Tieren und Pflanzen aufgetreten« und ebd. S. 280: »einige (Rassen) haben einen halbmonströsen Charakter, wie die ‚krummbeinigen Pinscher, die bei der Kaninchenjagd so nützlich sind‘; dann Dachshund, Ancon-Schafe, Niata-Ochsen, polnische Hühner, Pfauentauben usw. Ihre charakteristischen Züge sind meist plötzlich erlangt worden, trotzdem sie später in vielen Fällen durch sorgfältige Zuchtwahl vergrößert worden sind«. Wegen ihres vereinzelten Auftretens nennt er solche stark abweichende Abänderungen zuweilen auch »single variations«<sup>1</sup>, schreibt ihnen aber wegen ihrer Seltenheit keine allgemeine Bedeutung für die Artbildung zu.

<sup>1</sup> Nach de Vries soll Darwin für »single variations« auch den Ausdruck »sports« gebraucht haben. Das ist richtig, er nennt z. B. die »sudden changes« der Tauben (Auftreten von Hauben auf dem Kopf, von Beinfedern) »sports« (Var. I, Kap. VI engl. Ausgabe); weiter erzählt er, daß die Gartner stark abweichende Knospenvariationen ebenso benennen und bemerkt dazu, es wäre ein »ill-defined expression«.

Jetzt kommt de Vries und engt den Begriff der fluktuierenden Variationen, ohne auf Darwin Rücksicht zu nehmen, so ein, daß sie nur nach der + oder der --Seite abändern, also nur quantitative, auf wechselnder Ernährung beruhende Schwankungen bezeichnen und nennt sie deshalb auch »lineare« oder »graduelle« Variationen. Sie sollen beherrscht werden von dem Queteletschen Gesetz<sup>1</sup>, welches bekanntlich überwiegend für die nichterblichen Variationen gilt. So schreibt er 1901, S. 36, von der Queteletschen Variabilität: »Man hat diese Variabilität fluktuierende, graduelle, kontinuierliche, reversible, begrenzte, statistische und individuelle genannt« und sagt von ihr S. 38: »Die individuelle Variabilität ist bei Aussaat in sich zurückkehrend, die Formen ihrer Varianten sind zusammenhängende, kohärente, nicht intermittierende. Sie ist zentrisch, da ihre Formen stets um einen Mittelpunkt von größter Dichte gruppiert sind. Endlich ist sie, was wohl am wichtigsten, linear, da die Abweichungen stets nur in zwei Richtungen, nach mehr oder nach weniger stattfinden. Letzteres hat zu den Bezeichnungen Plusvariationen und Minusvariationen Veranlassung gegeben.« Die Worte »bei Aussaat in sich zurückkehrend« beziehen sich auf das Galtonsche Regressionsgesetz, welches in erster Linie<sup>2</sup> für

---

<sup>1</sup> Quetelets Gesetz besagt, daß die Abweichungen sich um einen Durchschnittswert gruppieren und um so seltener sind, je extremere Werte sie darstellen. Es läßt sich am leichtesten an den nichterblichen Variationen demonstrieren, weil diese von den Schwankungen der Lebenslage abhängen und bei einer großen Anzahl von Individuen daher alle Übergänge vom Mittelwert bis zu den Extremen aufgefunden werden können. Dieses Gesetz läßt sich jedoch nicht selten auch bei Gemischen von erblichen Variationen erkennen (Fig. 18). Bei unsrern Gartenschnecken können z. B. die Schalen ungebändert (= 0) sein oder 1, 2, 3, 4 oder 5 Bänder haben, und diese Variationen sind, wie Lang gezeigt hat, erblich. Nun kann es vorkommen, daß in einer Gegend die dreibänderigen am häufigsten sind und gegen 0 und 5 zu die Tiere seltener werden, so daß sich eine Kurve dieser fluktuierenden Variabilität (im Sinne Darwins) konstruieren läßt. Das Queteletsche Gesetz ist also nicht geeignet, um zwischen erblichen und nichterblichen Variationen mit Sicherheit zu unterscheiden. Vgl. Vbgl. § 7.

<sup>2</sup> Es gilt, wie Johannsen (1903) gezeigt hat, auch für »Populationen«, d. h. für Gemische von erblichen Variationen (Typen), aber nicht für reine Typen. Vgl. Vbgl. § 12.

nichterbliche, von der jeweiligen Lebenslage abhangige Variationen gilt. Noch deutlicher spricht sich de Vries an einer andern Stelle (S. 451) über die Inkonstanz<sup>1</sup> der individuellen Variabilität aus: »Varianten sind das, was man auch individuelle Abweichungen nennt; sie gehören dem Gebiete der fluktuierenden Variabilität an. Ihre Merkmale verschwinden bei geeigneter Kultur; sie sind in dieser Hinsicht als unbeständige Formen zu betrachten.« Den Gegensatz zu dieser individuellen, fluktuierenden Variabilität bildet nach de Vries die mutative. Die Mutationen sind in hohem Maße erblich, treten plötzlich auf, sind richtungslos und weichen in deutlicher Weise, bald nur sehr wenig, bald mehr von der Stammform ab (Näheres hierüber Kap. III, 5), wobei zugegeben wird, daß die »single variations« von Darwin zu ihnen gehören.

Die Gegensätze der beiden (neben Weismann und Wallace bedeutendsten) Vertreter des Selektionsprinzips gehen aus folgender Übersicht klar hervor (s. S. 106):

Auf eine genaue Analyse dieser Gegensätze gehe ich erst später bei einer kritischen Besprechung der Mutationstheorie (Kap. III, 5) ein; hier interessiert uns mit Rücksicht auf obigen Einwand nur folgendes:

i. de Vries hat Darwin mißverstanden und seine Ansichten nicht richtig wiedergegeben<sup>2</sup>. Um seine Mutationstheorie als etwas Neues

---

<sup>1</sup> Denselben Fehler hat ubrigens vor de Vries schon Rosa (1899; deutsche Ausgabe 1903, S. 68—82) gemacht, indem er die nicht (oder nur selten) erblichen Variationen als »Darwinsche« bezeichnet und in Gegensatz stellt zu den »phylogenetischen«.

<sup>2</sup> Man vergleiche z. B. den Satz von de Vries (1901, S. 21): »Seine (Darwins) Variabilität ist also stets als ein doppelter Vorgang aufzufassen. Sie besteht aus ‚individual differences‘ und ‚single variations‘. Die ersten gehörn zu denjenigen Erscheinungen, welche wir jetzt individuelle Variabilität nennen, und welche von dem Gesetze Quetelets beherrscht werden. Die letzteren sind zufällige spontane Abänderungen, unsern Mutationen entsprechend. Hieran ist folgendes unrichtig: a) individual differences und single variations sind nicht Gegensätze, sondern letztere bilden nur einen Teil von erstem; b) die individual differences von Darwin haben mit der individuellen Variabilität von de Vries nichts zu tun und folgen auch nicht immer dem Queteletschen Gesetz, c) zufällig und spontan

Variationen	Darwin (1859)	de Vries (1901)
nicht-erbliche	von Darwin nicht weiter geschildert und untersucht, weil sie nach ihm für die Deszendenzlehre bedeutungslos sind.	bilden die fluktuierende, individuelle Variabilität, sind von der jeweiligen Lebenslage (Ernährung im weitesten Sinne) abhängig, schwanken linear nach + und - um einen Durchschnitt (Quetelets Gesetz), und schlagen, wenn Extreme zur Nachzucht ausgewählt worden sind, zurück (Regressionsgesetz).
erbliche	<p>1. bestimmte, bei allen Artgenossen gleich auftretend als Folge gleicher äußerer Faktoren, daher für die Evolution von Bedeutung.</p> <p>2. unbestimmte, fluktuierende, individuelle, welche zufällig, spontan, ohne nachweisbare Ursache bei einzelnen Artgenossen auftreten (Beispiele S. 111). Sie sind richtungslos nach Qualität und Quantität der Abweichungen und zerfallen in</p> <p>a) unbedeutende Abänderungen, welche sehr häufig und immer vorhanden sind und das Hauptmaterial der natürlichen und künstlichen Selektion abgeben.</p> <p>b) bedeutende, auffällige Abänderungen, welche sehr selten (<i>single variations, sports</i>) und nicht geeignet zur Erklärung der Anpassungen sind und daher nur geringe Bedeutung für die Artbildung haben.</p>	bilden die mutative Variabilität, treten plötzlich, stoßweise, zufällig, ohne nachweisbare Ursache auf; sie sind richtungslos nach Qualität und häufig auch nach Quantität und zeigen bald kleinere, bald größere Abweichungen; sie kommen immer (beim ersten Auftreten) sehr ver einzelt vor.

sind nicht bloß nach Darwin die *single variations*, sondern alle individual differences. Man vergleiche z. B. den schon oben (S. 42) zitierten Satz über die Wirkung der natürlichen Selektion: «Ihre Tätigkeit hängt absolut ab von dem, was wir in unsrer Unkenntnis spontane oder zufällige Variabilität nennen.»

hinstellen zu können, behauptet er sogar neuerdings (1912, S. 7), zu Darwins Zeiten sei der Unterschied zwischen Fluktuation und Mutation noch nicht bekannt gewesen; also ein Beobachter vom Range Darwins soll diesen Gegensatz zwischen nichterblichen und erblichen Eigenschaften, der jedem Gärtner geläufig ist, nicht gekannt haben!

2. Was de Vries als fluktuierende, individuelle Variationen bezeichnet, ist etwas ganz andres als was Darwin unter diesen Worten versteht, de Vries verwendet diesen Ausdruck für die nichterblichen Abänderungen, welche je nach der Gunst der Verhältnisse bei verschiedenen Individuen nach oben und nach unten um einen Durchschnittswert schwanken, während Darwin darunter die kleinen erblichen Unterschiede der Artgenossen versteht, die mit den Mutationen von de Vries identisch sind. Diese Identität ergibt sich deutlich bei der Betrachtung der Beispiele, welche Darwin für die individuelle Variabilität anführt (vgl. S. 111, Anm.). Eine Auslese nichterblicher Variationen führt selbstverständlich nie zu einem dauernden Erfolg.

3. Daher ist auch jener Einwand hinfällig, denn Darwin ist es nie in den Sinn gekommen, seine Theorie nur auf nichterblichen Plus- und Minusvariationen aufzubauen; er rechnet im Gegenteil beständig mit neuen erblichen Charakteren der verschiedensten Art, betont jedoch, daß diese zuerst in geringem Grade aufzutreten pflegen.

4. Anderseits soll man die Bedeutung der Plus- und Minusvariationen, wenn sie nur erblich sind, nicht unterschätzen. Tausende von gut unterschiedenen Arten differieren nur in dem Ausbildungsgrade derselben Eigenschaft. Durch bloße Zunahme oder Abnahme kann eine Eigenschaft sich so sehr verändern, daß sie als ein neuer Charakter bei der üblichen systematischen Abgrenzung gelten kann. Ein glattes, ein mit wenigen Harchen und ein mit dichtem Flaum besetztes Blatt sind nur lineare Variationen, trotzdem können sie sehr wohl zur Begrenzung von Arten dienen. Nahe verwandte Schmetterlinge — man denke an die verschiedenen Vanessen und Lycaenen — zeigen oft dieselben Grundelemente der Zeichnung und Form, so daß sie nur durch Plus- oder Minusvariationen sich unterscheiden. Wenn man will, beruht ja die ganze unendliche Mannigfaltigkeit der organischen Verbindungen

nur auf der größeren oder geringeren Zahl von Atomen derselben wenigen Elemente, die sich zu einem Molekül verbinden.

Um nicht mißverstanden zu werden, betone ich hier ausdrücklich, daß de Vries kein Gegner des Selektionsprinzips an sich ist, sondern nur die Ansicht bekämpft, daß neue Arten durch andauernde Selektion von Fluktuationen hervorgerufen werden, und da er hierunter nicht-erbliche Eigenschaften versteht, so ist sein ganzes Vorgehen ein Kampf gegen Windmühlen. Für die Mutationen liefert die natürliche Auslese das richtende Prinzip, denn viele derselben sind nachteilig. »Die Mutationen sind richtungslos; ein Teil der neuen Typen geht ohne Nachkommenschaft zugrunde. Zwischen den übrigen, den neu entstandenen und sofort völlig ausgebildeten Arten muß später die natürliche Auslese entscheiden, wenn nicht die Kultur dazwischen tritt« (1901, S. 181).

Die hier vorgetragene Auffassung habe ich zuerst in der dritten Auflage (1908) dieses Buches vertreten. Seitdem sind andre Forscher<sup>1</sup> zu demselben Ergebnis gelangt (Schneider 1911, S. 132, Osborn 1912, S. 81 und 1912, S. 188). Daß diese Erkenntnis so lange auf sich hat warten lassen und noch jetzt viele Forscher glauben, die Mutationstheorie gehe von einer neuen grundlegenden Beobachtung aus, liegt wohl hauptsächlich daran, daß die jetzige Generation Darwins Werke nicht mehr genügend studiert, dann aber auch an dem Mangel scharfer Definitionen bei Darwin.

**Zusammenfassung.** Der obige Einwand ist hinfällig, weil de Vries ein Zerrbild der Anschauungen Darwins entworfen hat; die Ansichten beider Forscher stimmen vielmehr, abgesehen von der Frage der Vererbarkeit somatogener Merkmale, im wesentlichen überein: die Mutationen von de Vries sind dasselbe wie die individuellen, fluktuiierenden Variationen bei Darwin und umschließen kleinere oder größere erbliche Abweichungen.

---

<sup>1</sup> Nach Cox (1908) würde Darwin alle Hauptsätze von de Vries gebilligt haben, mit Ausnahme des letzten und wichtigsten, daß Arten und Varietäten durch Mutation entstehen. Cox versteht aber unter Mutationen im Gegensatz zu de Vries nur Sprungvariationen. Auch ist ihm entgangen, daß beide Forscher unter Fluktuation etwas total Verschiedenes verstehen.

## B. Wesentliche Einwände.

### Neunter Einwand

von Huber (1870, S. 233), Mivart (1871, S. 26ff.), Kölliker (1872, S. 28), Wigand (1874, S. 130ff.), Nägeli (1884, S. 310ff.), Spencer (1893), Bateson (1894, S. 15), Reinke (1899), Kassowitz (1899, S. 126), Rosa (1903, S. 63), Ribbert (1906, S. 7, 1909) und vielen andern.

Unbedeutende Abänderungen können keine Auslese veranlassen, da sie keine wesentlichen Vorteile gewähren, und können daher auch nicht durch Selektion gesteigert werden. Der Darwinismus erklärt nicht die Fortbildung der noch nicht nützlichen Anfangsstadien vieler Organe.

Nach Darwin sind es die kleinen, bei allen Arten und Organen sich zeigenden individuellen Verschiedenheiten, welche das Hauptmaterial für die natürliche Zuchtwahl abgeben, nicht etwa die vereinzelt (»single variations«) auftretenden, auffallenden oder gar monströsen Abweichungen. So sagt er z. B. (Entstehung, S. 101): »Kann man es denn, wenn man sieht, daß viele für den Menschen nutzliche Abänderungen unzweifelhaft vorgekommen sind, für unwahrscheinlich halten, daß auch andre mehr und weniger einem jeden Wesen selbst in dem großen und zusammengesetzten Kampfe ums Leben vorteilhafte Abänderungen im Laufe vieler aufeinander folgenden Generationen zuweilen vorkommen werden? Wenn solche aber vorkommen, bleibt dann noch zu bezweifeln (wenn wir uns daran erinnern, daß offenbar viel mehr Individuen geboren werden, als möglicherweise fortleben können), daß diejenigen Individuen, welche irgend einen, wenn auch noch so geringen Vorteil vor andern voraus besitzen, die meiste Wahrscheinlichkeit haben, die andern zu überdauern und wieder ihresgleichen hervorzubringen? Anderseits können wir sicher sein, daß eine im geringsten Grade nachteilige Abänderung unnachsichtlich zur Zerstörung der Form führt.« In der »Abstammung des Menschen« sagt er im gleichen Sinne: »Es ist die Auswahl der unbedeutend besser begabten, und die Beseitigung der ebenso unbedeutend weniger gut begabten Individuen, und nicht die

nur auf der größeren oder geringeren Zahl von Atomen derselben wenigen Elemente, die sich zu einem Molekül verbinden.

Um nicht mißverstanden zu werden, betone ich hier ausdrücklich, daß de Vries kein Gegner des Selektionsprinzips an sich ist, sondern nur die Ansicht bekämpft, daß neue Arten durch andauernde Selektion von Fluktuationen hervorgerufen werden, und da er hierunter nicht-erbliche Eigenschaften versteht, so ist sein ganzes Vorgehen ein Kampf gegen Windmühlen. Für die Mutationen liefert die natürliche Auslese das richtende Prinzip, denn viele derselben sind nachteilig. »Die Mutationen sind richtungslos; ein Teil der neuen Typen geht ohne Nachkommenschaft zugrunde. Zwischen den übrigen, den neu entstandenen und sofort völlig ausgebildeten Arten muß später die natürliche Auslese entscheiden, wenn nicht die Kultur dazwischen tritt« (1901, S. 181).

Die hier vorgetragene Auffassung habe ich zuerst in der dritten Auflage (1908) dieses Buches vertreten. Seitdem sind andre Forscher<sup>1</sup> zu demselben Ergebnis gelangt (Schneider 1911, S. 132, Osborn 1912, S. 81 und 1912, S. 188). Daß diese Erkenntnis so lange auf sich hat warten lassen und noch jetzt viele Forscher glauben, die Mutationstheorie gehe von einer neuen grundlegenden Beobachtung aus, liegt wohl hauptsächlich daran, daß die jetzige Generation Darwins Werke nicht mehr genügend studiert, dann aber auch an dem Mangel scharfer Definitionen bei Darwin.

**Zusammenfassung.** Der obige Einwand ist hinfällig, weil de Vries ein Zerrbild der Anschauungen Darwins entworfen hat; die Ansichten beider Forscher stimmen vielmehr, abgesehen von der Frage der Vererbbarkeit somatogener Merkmale, im wesentlichen überein: die Mutationen von de Vries sind dasselbe wie die individuellen, fluktuierenden Variationen bei Darwin und umschließen kleinere oder größere erbliche Abweichungen.

---

<sup>1</sup> Nach Cox (1908) würde Darwin alle Hauptsätze von de Vries genehmigt haben, mit Ausnahme des letzten und wichtigsten, daß Arten und Varietäten durch Mutation entstehen. Cox versteht aber unter Mutationen im Gegensatz zu de Vries nur Sprungvariationen. Auch ist ihm entgangen, daß beide Forscher unter Fluktuation etwas total Verschiedenes verstehen.

vorhanden und zweitens in sehr vielen Fällen groß genug, um eine Auslese zwischen den Gliedern einer Art zu veranlassen. Darwin hat aber selbstverständlich nie bezweifelt, daß diese Differenzen häufig zu unbedeutend sind, um über Leben und Tod zu entscheiden. So sagt er (Entstehung, S. 101): »Abänderungen, welche weder vorteilhaft noch nachteilig sind, werden von der natürlichen Zuchtwahl nicht berührt.« Trotzdem, glaube ich, kann man Darwin nicht ganz davon freisprechen, daß er zu wenig betont hat, eine Variation komme erst dann für die Zuchtung in Betracht, wenn sie von vitaler Bedeutung ist, d. h. wenn alle Formen, die sie nicht besitzen,rettungslos über kurz oder lang, im Laufe von einer oder von vielen Generationen, dem Untergange verfallen sind. Es tritt bei ihm nicht scharf und präzis dieser Begriff hervor, den Lloyd Morgan negativ als Eliminationswert (elimination value) und Romanes positiv als Selektionswert (selection value) bezeichnet hat, sondern bei Besprechung der Mivartschen Einwände

---

slight, successive, favourable variations, it can produce no great or sudden modifications; it can act only by short and slow steps. Ich kenne nur eine Stelle in Darwins Werken (Var. II, S. 469), wo er sich sehr scharf ausdrückt und von außerst unbedeutenden Verschiedenheiten spricht, weil er den Gegensatz zu den sprungartigen Variationen möglichst betonen will. Sie lautet »Anderseits haben wir reichliche Beweise für das beständige Auftreten unbedeutender individueller Differenzen der verschiedenartigsten Weisen im Zustande der Natur; und hierdurch werden wir zu dem Schlusse geführt, daß Spezies im allgemeinen durch die natürliche Zuchtwahl nicht abrupter Modifikationen, sondern außerst unbedeutender Verschiedenheiten entstanden sind.« Ferner spricht er einmal in einem Briefe (22. Januar 1865) an Lyell (Life and Letters III, p. 33) davon, daß ein Vogelschnabel um  $\frac{1}{100}$  Zoll größer ausfallen kann als gewöhnlich und fährt dann fort: »The more I work the more I feel convinced it is by the accumulation of such extremely slight variations that new species arise.« Aber auch in diesem Falle drückt er sich so krass aus, weil ihm der Duke of Argyll eine sprungartige Entwicklung vorgeworfen hatte. In den späteren Ausgaben des Origin spricht Darwin immer von »slight variations«. Will man genau erfahren, an welche Abänderungsgrade Darwin gedacht hat, so muß man seine Beispiele studieren. Man findet bei den »individuellen Variationen« des Pferdes (Var I) erwähnt: 8 Schneidezähne statt 6, 19 Rippen statt 18, überzählige Knochen in der Ferse, Rudimente eines Hipparion-ähnlichen Mittelhandknochens, hornartige Vorsprünge auf dem Sturzbein u. a., aber keine »minimalen« Abweichungen.

Erhaltung scharf markierter und seltener Ausnahmen, welche zur Verbesserung einer Spezies führt.« Endlich zitiere ich noch Var. II, S. 220, wo er von der Zuchtwahl sagt: »Ohne Variabilität kann nichts erreicht werden. Es genügen aber unbedeutende individuelle Differenzen, und diese sind wahrscheinlich die einzigen, welche bei der Erzeugung neuer Spezies von Wirksamkeit sind.«

Derartige Sätze fordern ohne Zweifel zunächst zum Widerspruch heraus, denn es ist nichts weniger als selbstverständlich, und die Erfahrungen des alltäglichen Lebens bezüglich des Menschen sprechen auch nicht dafür, daß unbedeutende Unterschiede die Entscheidung im Kampf ums Dasein bewirken. Eine große Zahl von Gegnern, unter denen namentlich Mivart und Nägeli genannt zu werden verdienen, erhoben den oben genannten Einwand und verschärften ihn teilweise in übertriebener Weise dadurch, daß sie, wie noch neuerdings Kassowitz und Wasmann (1904, S. 172), von einer Auslese »minimaler«, »unmerklich kleiner« oder gar »infinitesimaler« Variationen sprachen. In denselben Fehler verfällt de Vries (1906, S. 435 und an andern Stellen), wenn er Darwin die Selektion »nahezu unwahrnehmbarer« Veränderungen zuschreibt und neuerdings (1912, S. 1) sogar die völlig unwahre Behauptung aufstellt, daß »ganz kleine, oft unsichtbare<sup>1</sup> (von mir hervorgehoben) Abweichungen ... die Grundlage der Darwinschen Selektionslehre« seien. Darwin hat natürlich gewußt, daß in einer kontinuierlichen Variationsreihe die Unterschiede unmerklich klein sein können, aber er hat nie behauptet, daß solche kleinen Differenzen eine Auslese veranlassen. Darwin hat ein ganzes Kapitel, das siebente seines Hauptwerks, diesen Einwürfen gewidmet. Es geht aus ihm hervor, daß er natürlich nicht an »unendlich kleine« Abweichungen denkt und diesen eine Entscheidung über Sein oder Nichtsein zuschreibt, sondern daß er nur meint, die »slight variations« (geringe Abweichungen), wie er sich meist ausdrückt<sup>2</sup>, der individuellen Variabilität seien erstens fast ausnahmslos

<sup>1</sup> Ich habe de Vries am 16. Dezember 1912 höflich gebeten, mir doch einige Zitate zu nennen zum Beweise, daß Darwin sogar mit »unsichtbaren« Variationen rechnete. Er ist mir die Antwort schuldig geblieben.

<sup>2</sup> Im Schlußkapitel des »Origin« (letzte, 6. Auflage) faßt er den Inhalt zusammen und schreibt: »As natural selection acts solely by accumulating

Untersuchung ausgeführt für das Flügelgeäder und die Zahl der Hinterflügelhakchen der Bienen, ohne aber selektionswertige Variationen zu finden. Die Variabilität war auf beiden Altersstufen die gleiche. Die Arbeiten von Weldon, Bumpus und andern werden später besprochen werden (Einwand IX).

Der oben erwähnte Einwand, daß die Anfangsstadien nutzlicher Organe keinen Selektionswert besitzen, wird nun durch folgende Erwägungen wenigstens für eine große Zahl von Beispielen hinfällig. Wir gliedern die Darstellung in der Weise, daß wir betrachten:

- I. die Schwierigkeit der Beurteilung des Nutzens,
- II. den Selektionswert kleiner Variationen,
- III. die Hilfsprinzipien zur Steigerung einer kleinen Variation bis zur Höhe des Selektionswertes.

**I. Die Schwierigkeit der Beurteilung des Nutzens.** Erstens ist es klar, daß eine Beurteilung der Frage, ob eine unbedeutende Variation der Struktur oder der physiologischen Leistung (Drüsensekretion, Reizbarkeit u. dgl.) von vitaler Bedeutung ist oder nicht, erst möglich ist nach genauerster Erkenntnis aller biologischen und physiologischen Wechselbeziehungen der betreffenden Art. Die Schilddrüse, die Thymus und die Nebennieren galten früher als rudimentäre und indifferente Organe, während sie nach neueren Forschungen durch »innere Sekretion«, d. h. durch Erzeugung von Stoffen, welche dem Blute beigemischt werden, eine wichtige Rolle spielen, so daß ihre Erkrankung oder Entfernung sehr bedenkliche »Ausfallerscheinungen« veranlaßt. Die Schilddrüse liefert das jodhaltige Thyreoglobulin (Thyroxin), durch dessen Ausfall beim Menschen das vielgestaltige Krankheitsbild des Myxödems (tiefe geistige Depression; ungeschickte Bewegung und Sprache; trockene, verdickte und schuppige Haut; Ausfall der Haare; Fettansatz u. a.) hervorgerufen wird. Schwund oder Verlust dieser Drüse im Kindesalter bewirkt ferner bei Mensch und Tier stets Zwergwuchs und Ausbleiben der sexuellen Reife. Die Nebennieren der Sauger erzeugen das Adrenalin, welches den Gefäßtonus beeinflußt, und die Thymus scheint für die Entwicklung des Kindes von Bedeutung zu sein. (Naheres über diese Verhältnisse bei Magnus-Levy, 1906.) Man konnte leicht glauben,

rücksichtlich der Entstehung des Auges, der Milchdrüse, der Barten und der Pedicellarien begnügt er sich mit dem Nachweise, daß diese Organe auf jeder Stufe nützlich waren und schließt daraus, folglich konnten sie auf jeder Stufe durch Selektion gesteigert werden. Und doch ist es durchaus notwendig, wenigstens wahrscheinlich zu machen, daß die durch individuelle Variabilität erzeugten Fortschritte jedesmal so nützlich waren, daß sie Selektionswert besaßen, denn nur in diesem Falle konnte eine Steigerung eintreten. Es ist natürlich nicht nötig, daß der mit einer neuen Varietät verbundene Vorteil sofort Selektionswert besitze, d. h. der ersten Generation schon zum vollständigen Siege über die nicht veränderte Stammform verhilft. Es genügt, wenn er der Varietät eine erhebliches numerisches Übergewicht verschafft, denn dieses wird im Laufe der Generationen zur Alleinherrschaft führen. Der Nachweis des Selektionswertes ist häufig besonders schwer für die Anfangsstufen nützlicher Organe zu erbringen, so daß Darwin selbst eingesteht (Entstehung S. 224): »Diese Schwierigkeit schien mir manchmal beinahe ebenso groß zu sein als die hinsichtlich der vollkommensten und zusammengesetztesten Organe.« Er geht auch entschieden zu weit, wenn er behauptet, »daß eine im geringsten Grade nachteilige Änderung unnachsichtlich zur Zerstörung der Form führt.« Es ist sehr wohl möglich, daß irgend ein kleiner Nachteil durch die Laune des Zufalls nicht zu voller Geltung kommt, oder daß er, was wichtiger ist, durch irgend einen gleichzeitig vorhandenen Vorteil kompensiert wird. Daß unsre Enten bei der Sommermauser plötzlich alle Schwungfedern verlieren und dann vorübergehend nicht fliegen können, ist entschieden ein Nachteil; er wird aber aufgehoben dadurch, daß die Weibchen dauernd eine Schutzfärbung besitzen und die Männchen sie kurz vor dieser Mauserung annehmen.

Experimentelle Prüfungen, ob gewisse Variationen Selektionswert haben oder nicht, fehlen zurzeit fast völlig, und doch lassen sie sich leicht ausführen, wenn man die Variabilität eben ausgeschlüpfter oder geborener Tiere mit der Variabilität solcher Individuen vergleicht, welche dem Kampf ums Dasein schon eine Zeitlang ausgesetzt waren. Dazu sind natürlich nur Merkmale geeignet, welche während des Lebens sich nicht verändern. Kellogg und Bell (1904) haben eine solche

tümliche Zange (Fig. 32), welche teils zur Verteidigung, teils zum Angriff dient und namentlich Spinnen und kleinen Raupen tödliche Wunden beibringen kann (s. Verhoeff, Biol. Cbl. 1909, S. 578ff.). Ferner hat sie nach P. Noels Angaben, welche freilich noch der Bestätigung bedürfen, wenigstens bei *Labia minor* die merkwürdige Funktion, die zu einem Paket unter den winzigen Vorderflügeln zusammengefalteten Hinterflügel hervorzuziehen, wenn das Tier sich in die Luft erheben will, und hat außerdem vielleicht noch Beziehungen zum Geschlechtsleben, da sie bei den ♂ größer ist als bei den ♀. Die Arbeiterin der Honigbiene besitzt



Fig. 31. Honigbiene, Arbeiterin.  
Kontur von Tibia (a) und erstem  
Tarsalglied (b) des Hinterbeins,  
c Dorn der Wachszange. Nach  
v Buttel, Apistica 1906, S. 158.



Fig. 32. Ohrwurm, *Forficula auricularia*, nach Cuvier.

an ihrem ersten Tarsalglied der Hinterbeine einen kleinen dornartigen Vorsprung, dessen Nutzen am lebenden Tier beobachtet werden kann; er wird gegen die Schiene bewegt und bildet mit ihr zusammen eine Zange zum Erfassen der Wachslamellen (Fig. 31). Das Abendpfauenauge (*Smerinthus ocellata*) deckt in der Ruhestellung mit seinen Vorderflügeln den Augensleck der Hinterflügel zu und sieht dann einer Gruppe vertrockneter Weidenblätter auf der Ober-, wie Unterseite, sehr ähnlich, was wichtig ist, da die Tiere meist frei an den Zweigen hängen. Werden sie plötzlich aufgeschreckt, so schieben sich die Vorderflügel nach vorn und das Auge und das leuchtende Rot der Hinterflügel werden sichtbar (Fig. 33), wobei der Körper auf den Beinen eine wippende Bewegung macht. Standfuß beobachtete, daß einige zahme, an ähnliche Nahrung gewohnte Vögel (zwei Rotkehlchen, ein Schwarzkopf, eine Nachtigall)

daß bei Huftieren die Höhe der Backzähne von keiner vitalen Bedeutung sei. Wir sehen aber, daß fast alle ausgestorbenen Artiodaktylen eine kurze Krone haben, während sie bei den überlebenden hoch ist. Da die Kaufläche beständig abgenutzt wird, so werden die Arten mit hypsodonter Krone länger leben und deshalb auch mehr Nachkommen erzeugen können. In derselben Weise besteht auch beim Elefanten ein Zusammenhang zwischen seiner langen Lebensdauer (angeblich 90 Jahre), der Höhe seiner Backzähne und seiner langsamen Vermehrung. — Die Landschnecken besitzen bald eine etwas dickere, bald eine dünnere Schale, und so könnte es scheinen, als ob diese manchmal nur in Bruchteilen von Millimetern sich zeigenden Unterschiede für das Gedeihen der Tiere belanglos wären. Die Beobachtung lehrt jedoch, daß alle Heliceen, welche auf sonnigen, trockenen Gebieten leben (Gattung *Leucochroa* und bei *Helix* die Gruppen *Xerophila*, *Zebrina*, *Ataxus*, *Mesembrinus*), eine größere Schalendicke und kreideweisse Farbe aufweisen. Dieselben Unterschiede kehren auf den Bahama-Inseln bei den zahlreichen Arten der Gattung *Cerion* wieder, so daß auf den östlichen Inseln, welche wahrscheinlich etwas regenreicher sind, die dünnenschaligen und glatten Formen, auf den westlichen die dickschaligen und gerippten überwiegen (s. Plate, 1907 und Fig. 42). Obwohl Schnecken auf feuchtem Terrain besser gedeihen wie auf trockenem und daher auf jenem mehr Kalk produzieren sollten, ist doch das umgekehrte Verhalten die Regel und beweist uns, daß hier Anpassungen vorliegen. Je dicker die Schale, desto kühler bleibt der Körper, wie auch wir Menschen uns an heißen Sommertagen lieber in einem dickwandigen kühlen, als in einem dünnwandigen warmen Steingebäude aufhalten. — Wenn der Argusfasan vor dem Weibchen umherstolziert und sein wundervolles Rad schlägt, so vernimmt man von Zeit zu Zeit ein stark raschelndes Geräusch, ähnlich wie beim Trutzhahn. Dieses wird dadurch hervorgerufen, daß die langen Schwungfedern aneinander gerieben werden. Äußerlich fällt an diesen Federn zunächst nichts auf außer ihrer prachtvollen Augenreihe. Bei genauem Zusehen zeigt es sich jedoch, daß die Seitenäste erster Ordnung etwas vorragen und diese unbedeutende, kaum merkliche Rauhigkeit genügt, um jenes charakteristische Balzgeräusch hervorzurufen. — Die Ohrwürmer (*Forficula*) besitzen am Hinterende des Abdomens eine eigen-

**II. Selektionswert kleiner Variationen.** Treten wir nun vorsichtig prüfend und abwägend an das ungeheure Gebiet der Variabilität heran, so stoßen wir immer wieder auf Fälle, in denen wir annehmen müssen, daß selbst kleine Differenzen, wie solche bei den Individuen einer Art täglich zu beobachten sind, Selektionswert besitzen. Solche Unterschiede können sich zeigen:

- a) in der Leistungsfähigkeit der aktiven und passiven Organe (Muskeln, Sinnesorgane, Verdauungsorgane, Schutzfarbung, Giftdrüsen usw.);
- b) in der konstitutionellen Widerstandskraft gegen Gefahren aller Art (Nahrungsmangel, Temperaturschwankungen), besonders gegen Erkrankungen und Parasiten;
- c) in der Vermehrungsziffer.

**Ad. a. Selektionswert kleiner morphologischer Variationen.** Man darf nie vergessen, daß für Tiere wie für den Menschen der Kampf ums Dasein sich in Krisen abspielt; auf Perioden der Ruhe und des sorglosen Lebensgenusses, in denen die Variabilität sich ungestört entfalten und dadurch das Material der Auslese vermehren kann<sup>1</sup>, folgen plötzlich Momente oder Zeiten höchster Gefahr, in denen die größten Anforderungen an die Schärfe der Sinnesorgane, die Muskelkraft und die Starke der Konstitution gestellt werden, wobei kleine Unterschiede physischer und intellektueller Art entscheidend sein können. Sie sind bei den Tieren und Pflanzen um so wichtiger, als diese sich in Zeiten der Not und Erkrankung nicht gegenseitig unterstützen<sup>2</sup>, sondern

---

<sup>1</sup> Diesen Gedanken, daß auch die Ruheperioden bedeutungsvoll sind, hat E. Becher 1910, S. 277 weiter ausgeführt.

<sup>2</sup> Das Buch von Kropotkin: »Gegenseitige Hilfe in der Entwicklung« ist trotz mancher guter Beobachtungen (vgl. S. 266) durchaus unkritisch. Soziale Tiere haben wohl Instinkte zur gegenseitigen Unterstützung (z. Ameisen schleppen denselben Gegenstand zusammen in das Nest, Herdentiere stellen Wachen aus und greifen zusammen einen Feind an) und ebenso gibt es viele Familieninstinkte (♀ und ♂ bauen gemeinsam das Nest, füttern die Jungen u. dgl.), aber es liegen keine zuverlässigen Beobachtungen darüber vor, daß Tiere ihre erkrankten oder verwundeten Artgenossen ernähren oder pflegen, abgesehen von ihren eigenen Jungen. Hagenbeck (Von Tieren und Menschen, Berlin 1909, S. 161) erzählt auf Grund der Angaben eines seiner Reisenden, daß eine Hamadryas-Mutter, welche bereits ein Junges auf dem Rücken trug, noch ein zweites auf sich nahm,

durch diese »Trutzstellung« so erschreckt wurden, daß sie das Abendpfauenauge nicht angriffen (vgl. Japha 1909). Weiter unten komme ich auf die merkwürdige Erscheinung überzähliger Schlundköpfe der



Fig. 33. Abendpfauenauge, *Smerinthus ocellata*. Oben in Schreckstellung, unten in natürlicher Flügelhaltung. Nach einem Präparat des phyletischen Museums in Jena.

Turbellarien zu sprechen, welche zwar an sich überflüssig, aber wahrscheinlich indirekt von Nutzen sind. Manche Verhältnisse erscheinen auf den ersten Blick sogar schädlich, während sie in Wirklichkeit sehr wichtig sind, so z. B. daß viele Säuger in den ersten Tagen nach der Geburt geschlossene Augen und Ohren besitzen (Hund, Maus, Gürteltier). Diese Blindheit und Taubheit hält die Jungen im Nest zusammen, während die Mutter auf Nahrung ausgeht, und verhindert, daß sie sich verlaufen. Solcher Beispiele ließen sich noch viele erbringen, um zu beweisen, daß die allersorgfältigste Prüfung der physiologischen und

biologischen Beziehungen erforderlich ist, ehe ein Organ oder eine Struktur als indifferent angesehen werden darf. Darwin pflegt sich immer sehr vorsichtig auszudrücken, aber in bezug auf diesen Punkt schreibt er mit drastischer Deutlichkeit (Var. II, S. 403): »es ist schwer, unsere Unwissenheit von dem Gebrauch verschiedener Teile der Organisation zu überschätzen.« (Vgl. hierzu auch S. 37 und 88.)

und auf den Straßen steigt proportional der Alterszunahme, weil Muskelkraft und Schärfe der Sinnesorgane in demselben Maße abnehmen. Für jede Altersklasse ist der Unterschied nur gering, trotzdem fordert er seine Opfer. Wieviel mehr muß bei höheren Tieren jedes Nachlassen in der Bewegungsfähigkeit, der Sehshärfe oder in andern Organen, welche für den Nahrungserwerb hauptsächlich in Betracht kommen, sich rachen, wenn eine Periode der Not eingetreten ist; wenn z. B. unsre Wintervogel Eier und Puppen von Insekten auffinden müssen, obwohl tagelang tiefer Schnee alle Zweige und Baumstämme von oben und von der Windseite her bedeckt; oder wenn die Zahl der Verfolger infolge irgendwelcher günstiger Umstände sich bedeutend vermehrt hat. — Damit ein Tier die Perioden höchster Gefahr zu überstehen und ein Maximum von Kraft während derselben zu entfalten vermag, muß es durch und durch gesund sein und die vollste Harmonie im Zusammenspiel aller einzelnen Organe bekunden. Dabei können kleine Veränderungen nach dieser oder jener Richtung hin das Resultat sofort merklich beeinflussen. Die Gazellen übertreffen alle andern Antilopen an Fluchtigkeit und Sprungkraft, weil der untere Teil der Extremitäten ungemein schlank gebaut ist, und jeder Trainer weiß, daß die Fesselgelenke der Rennpferde sorgfältig gepflegt und schlank gehalten werden müssen, soll das Tier den höchsten Anforderungen genügen. Wie der Hochtourist in den Alpen auf tadelloses Schuhzeug achten muß, da ein einziger Fehltritt unter Umständen den Tod nach sich ziehen kann, so beruht bei Gemsen, Wildziegen und Wildschafen die Fluchtigkeit im Momente höchster Gefahr, wenn z. B. Lämmergeier oder Adler sie verfolgen, auf der Sicherheit des Trittes und diese auf der Schärfe der von dem Rücken und der Sohle des Hufes gebildeten Kante. Dieser scharfe Rand bildet sich, weil die ventrale Hornmasse weicher ist als die dorsale und sich daher leichter abnutzt, ähnlich wie bei Nagetieren die schneidende Kante der Nagezähne dadurch entsteht, daß das weiche Dentin sich schneller abreibt als der harte Schmelz. So können kleine Variationen in den Zellen von vitaler Bedeutung werden. — Das Pankreas des Menschen hat neben seiner Bedeutung als Verdauungsdrüse die Aufgabe, ein inneres Sekret zu liefern, welches die Spaltung des in andern Organen, namentlich in den Muskeln, aufgespeicherten Zuckers bewirkt. Daher

die ersteren häufig genug übereinander herfallen, so daß jedes Individuum in jedem Moment seines Lebens gewappnet sein muß, allein sich im Daseinskampfe zu behaupten. Bei der Giraffe kann in Zeiten von Dürre ein geringer Unterschied in der Halslänge über Leben und Tod entscheiden. Ebenso kann bei Bienen die Verlängerung des Rüssels um einen Millimeter die Tiere befähigen, Blüten auszunutzen, die ihnen wegen der Länge der Kelchröhre bis dahin verschlossen waren, wie z. B. unsre *Apis mellifica* den roten Klee nur in sehr trockenen Jahren befliegen kann, wenn die Blüten kurz bleiben. Bei entstehender Schutzfärbung<sup>1</sup> und Mimikry muß jeder kleine Fortschritt von ausschlaggebender Bedeutung sein, indem die verfolgende Art im Laufe der Generationen bis zu einer gewissen Grenze hin immer geschickter wird im Auffinden des Beutetiers, und dieses sich nur durch gesteigerte Anpassung erhalten kann. Das gleiche gilt für viele Sinnesorgane, soweit von deren Schärfe die Sicherheit vor Nachstellungen abhängt, und für Verteidigungsmittel der verschiedensten Art. Für die großen Reisen der Zugvögel oder für einen Vogel, der sich, wie etwa unsre Haustauben, durch Höhersteigen vor Raubvögeln schützt, muß jede Vervollkommenung in der Pneumatizität der Knochen von Wert und eventuell von vitaler Bedeutung sein, ebenso wie unsre Radrennfahrer aus Erfahrung wissen, daß bei ihren stundenlangen Rekordfahrten jeder Maschinenteil so leicht wie möglich gebaut sein muß, da die Effekte sich im Laufe der Zeit summieren.

Wer mit biologisch geschultem Blick Natur- und Menschenleben betrachtet, der sieht immer und immer wieder kleine Ursachen, große Wirkungen. Die Zunahme der Unglücksfälle in den Fabriken

---

»dessen Mutter erschossen war«. War die Beobachtung richtig, so beweist sie nur, daß der Mutterinstinkt etwas modifiziert auftreten kann. Ich habe auf meinen Reisen oft gesehen, daß angeschossene Vögel von sozial lebenden Arten von ihren Genossen neugierig und aufgeregt umflattert wurden, aber nie machten sie den Versuch, ihnen zu helfen. Prof. Heinroth, welcher seit vielen Jahren die Tiere des Berliner zoologischen Gartens täglich beobachtet, teilte mir mit, daß er ebenfalls nie eine Unterstützung kranker Tiere durch andre gesehen habe.

<sup>1</sup> Vgl. hierzu die im folgenden Kapitel geschilderten Versuche von Cesnola und von Poulton-Saunders.



Fig. 34. Gemeine Wasserspinne. *a* beim Luftholen, wobei die Spitze des Hinterleibs aus dem Wasser herausgesteckt wird, nachdem er vorher allseitig von Gespinstfaden umhüllt worden ist. Die von den Haaren und diesen Fäden festgehaltene Luft wird in die Tiefe genommen (*b*). *c* Eine Wasserassel fangend. *d* Alte Glocke mit neuer Luft. *e* Bewohnte Luftglocke. Alles mehr als doppelt vergrößert. *f* Tier mit dem Luftpanzer schwach vergrößert. Nach Bail 1907.

ruft Zerstörung oder Erkrankung der Bauchspeicheldrüse regelmäßig Zuckerharnruhr (Diabetes) hervor, womit andre korrelative Störungen Hand in Hand gehen. Schon geringe Grade der Erkrankung setzen die Heilkraft der Haut herab und bei schweren Fällen schließen sich die Wunden sehr schwer oder gar nicht, so daß selbst geringfügige Operationen vermieden werden müssen. Die Stinkdrüsen der Käfergattung *Leptinotarsa* dienen zum Schutz gegen Vögel, Reptilien und Amphibien. Sie variieren von Art zu Art bedeutend an Zahl. Tower (1906, S. 269) fand nun, daß diejenigen Arten mit den meisten Drüsen auch am individuenreichsten sind und die weiteste Verbreitung haben, was für ihren Selektionswert spricht. — Die Härchen auf der Bauchseite vieler Schwimmkäfer könnte man leicht für nebensächlich halten. Tatsächlich aber halten sie die Luft fest, welche das Tier unter Wasser verbraucht, und bei *Hydrophilus piceus* sind es die Haare der Fühlerkeule, mit denen dieser Luftvorrat aufgespeichert wird, indem nur der Kopf aus dem Wasser hervortaucht. In ähnlicher Weise steckt der Rückenschwimmer, *Notonecta glauca*, das Hinterleibsende aus dem Wasser heraus und leitet durch zwei flache Rinnen auf der Bauchseite des Abdomens, welche von je zwei Haarreihen überdeckt werden, die Luft zu den thorakalen Atemlöchern, und die Wasserspinne, *Argyroneta aquatica*, sammelt die Luft mit dem weißen Haarpelz des Hinterleibs und füllt damit ihre zierliche Taucherglocke (Fig. 34).

Ein indirekter Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung liegt darin, daß naheverwandte Formen oft dicht nebeneinander wohnen und sich nicht mischen, obwohl beständig Gelegenheit zur Überwanderung vorhanden ist. So fand Woltereck (1908) im Ober- und Untersee bei Lunz je eine Varietät der *Daphnia longispina*, obwohl beide Becken direkt miteinander kommunizieren und Enten und Winde die Ephippien von dem einen zu dem andern verschleppen können. Der Obersee ist flacher und reicher an organischer Nahrung und beherbergt die langstachelige Form (Fig. 35, A), während in dem tieferen, nahrungsärmeren Untersee die kurzstachelige Form (B) heimisch ist. Es handelt sich hier aber nicht um »Standortsvarietäten«, sondern um erbliche Rassen, welche ihre Besonderheiten auch in völlig gleichen Kulturen bewahren. Jede Form muß also an die lokalen Bedingungen so angepaßt sein, daß

Beinen und gut entwickelten Kiementaschen bewohnt werden. Verschleppung in nicht zusagende Gewässer werden auch hier oft vorkommen. Es muß also dann eine Elimination einsetzen, bei der kleine Unterschiede im Körperquerschnitt sich als selektionswertig erweisen. — So lehrt die Erfahrung immer wieder, daß die Organismen kritische Perioden zu überstehen haben, in denen die höchste Kraftentfaltung oder besondere Strukturen oder Farben von ihnen verlangt werden. Dabei können die kleinen Variationen in dem Bau der Organe von vitaler Bedeutung werden, indem sie entweder direkt die Leistung beeinflussen oder indirekt auf das harmonische Zusammenspiel aller Teile einwirken.

Ad. b. Bedeutung der Variationen der Widerstandskraft gegen konstitutionelle Gefahren aller Art (Klimaschwankungen, Erkrankungen, Parasiten). In dem Konkurrenzkampf der Individuen einer Art spielt die Konstitution eine hervorragende Rolle, indem sie das Maß von Hunger und Durst, Frost und Hitze, Trockenheit und Feuchtigkeit bestimmt, welches ohne schädliche Folgen ertragen werden kann. Hierbei müssen kleine morphologische Unterschiede in der Dichte des Haar- oder Federkleides, in der Zahl der Blutgefäße der Haut, in dem Drusenreichtum derselben und in vielen andern Beziehungen oft von ausschlagender Bedeutung sein, wozu die weiter unten aufgeführten Beobachtungen von *Bumpus* über die Mortalität der Sperlinge während eines Unwetters eine passende Illustration liefern. In jedem strengen Winter gehen bei uns zahlreiche Rehe, Hirsche, Hasen, andre Saugetiere und Vögel zugrunde; nicht leicht konnte daher von Kassowitz (1899, S. 126) ein ungeschickteres Beispiel gewählt werden, um die angebliche Ohnmacht der Zuchtwahl darzutun, als indem er behauptet, diese vermochte keinen dichten Haarpelz durch Kalte zu zuchten. Man denke sich eine Eiszeit herannahen und sukzessive die Winter immer strenger werden, und die Folge muß die Zuchtung von Schutzmitteln gegen Kalte sein. Dodel-Port (1877, S. 67) hat darauf hingewiesen, daß mikroskopisch kleine Harchen imstande sein können, Blattläuse von Pflanzen fernzuhalten, und daß geringe Differenzen im spezifischen Gewicht darüber zu entscheiden vermögen, ob die Samen einer Wasserpflanze zu Boden sinken und keimen oder nicht. Beim

die Eindringlinge der andern nicht aufkommen können. Die aus den Abbildungen ersichtlichen morphologischen Unterschiede müssen also entweder selbst vitale Bedeutung haben oder korrelativ mit selektionswertigen Eigenschaften verknüpft sein. Neeracher (1910) fand, daß

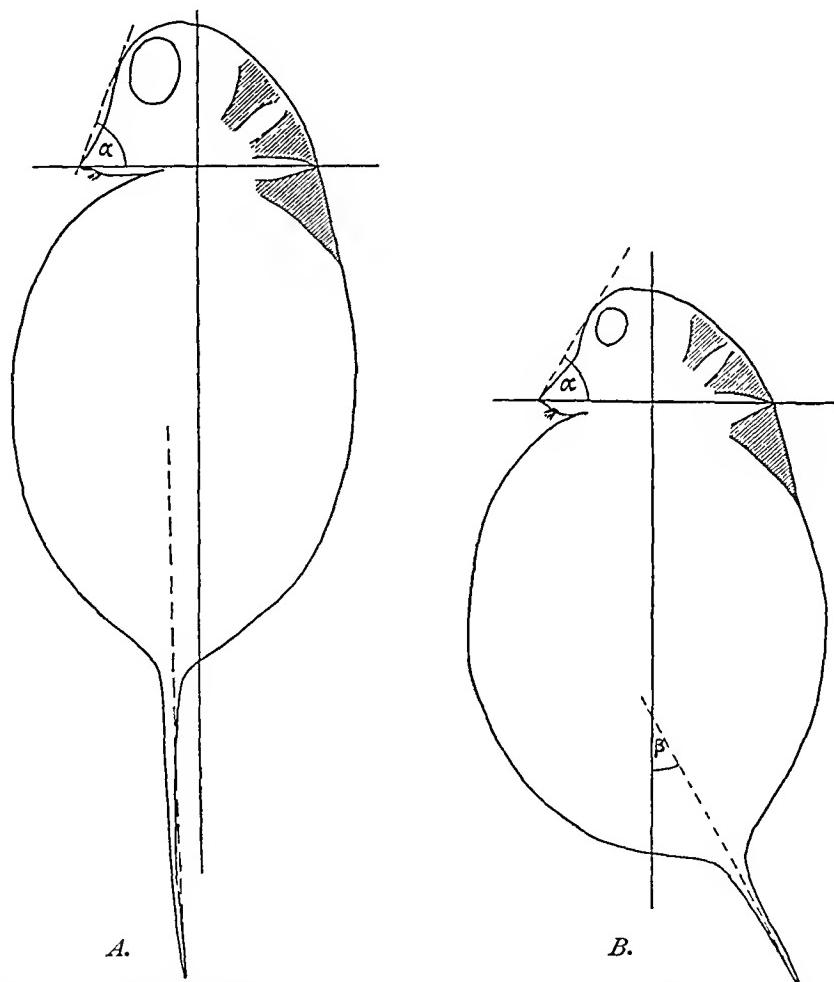


Fig. 35. *Daphnia longispina*: a vom Obersee, b vom Untersee bei Lunz.  
Nach Woltereck 1908.

die Ephemeridenlarven des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel hinsichtlich ihrer Körperform und Kiemenausbildung direkt von der Stärke der Strömung abhängen. In rasch fließenden Gewässern leben die stark verbreiteten, abgeflachten Larven der Gattungen *Rithrogena*, *Epeorus* u. a. ohne oder mit schwach entwickelten äußeren Kiemen, während die langsam fließenden von beinahe zylindrischen Larven mit wenig verbreiterten

legentlich einmal in einem Exemplare, aber sie vermag sich nie zu halten. »Schon die geringe Unvollkommenheit, daß ein paar Flecken auf einem oder zwei Blättern vorhanden sind, kann ausreichend sein zu ihrem Untergange.« Nun kann eine Pflanze natürlich den Ausfall von zwei Blättern leicht ertragen. Die geringe Panachierung muß also der Ausdruck einer sonst nicht weiter nachweisbaren inneren Anomalie sein, welche die Konstitution untergräbt und das Aussterben bewirkt. Ähnliche Erfahrungen werden häufig gemacht. *Oenothera lamarckiana* hat, wie schon de Vries beobachtete, einen viel festeren Stengel als *O. rubrinervis*, welche durch Wind leicht geknickt wird. Honing (1911, S. 246) stellte fest, daß dies auf mikroskopischen Verhältnissen beruht, indem bei *lam.* die Holzfasern mit sehr langen spitzen Enden ineinandergreifen, während sie bei *rubr* mit kurzen, fast quer abgeschnittenen Spitzen sich zusammenfügen. Fischer (1906) hat gezeigt, daß die Raupen mancher Schmetterlinge außerordentlich unter der »Flacherie« oder Schlafsucht leiden, und daß diese Infektionskrankheit namentlich dann eintritt bei gezüchteten Raupen, wenn man das Futter nicht täglich wechselt, sondern durch Einstellen in Wasser frisch erhält. Obwohl der Turgor der Blätter hierbei nicht leidet und sie ganz normal ausschen, muß doch eine geringe Veränderung in ihnen eingetreten sein, welche dann den Stoffwechsel der Raupe derartig beeinflußt, daß gewisse Bakterien gedeihen und rapid den Tod der Raupe herbeiführen. Für manche schwere Erkrankungen, z. B. für Otosklerose (fortschreitende Schwerhörigkeit) und für einzelne Gehirn- und Nervenkrankheiten, haben bis jetzt noch keine histologischen oder anatomischen Veränderungen nachgewiesen werden können; diese müssen also in morphologischer Hinsicht außerst unbedeutend sein. Nägeli hat in seiner Aufsehen erregenden Schrift über die Häufigkeit der Tuberkulose (Virchows Arch. 160) nach einem Material von 500 Leichen gezeigt, daß 97% sämtlicher Erwachsener Spuren tuberkuloser Prozesse erkennen lassen. Es wird also so gut wie jeder Kulturmensch einmal von dieser Krankheit befallen, und wie oft mögen kleine Differenzen in Körperbau, Lebenshaltung, hygienischer Erziehung, ja selbst im Temperament entscheiden, ob Genesung eintritt oder nicht. Wie oft sind verschiedene Rassen und Arten ungleich empfänglich für Infektionskrankheiten: Hausmause erkranken leicht

Rotklee zeigen sich umgekehrt die stärker behaarten Sorten besonders empfänglich für den Mehltau, so daß Fruwirth (1905, S. 207) den Züchtern den Rat gibt, auf dieses an sich gleichgültige Merkmal zu achten. Süßwasserschnecken haben fast immer glatte Schalen, während die Meeresbewohner sehr oft mit Rippen und andern Rauhigkeiten versehen sind. Der Grund scheint zu sein, daß an rauen Flächen die grünen Algenfäden sich leicht ansetzen und sich dann so vermehren, daß die Schnecke nicht mehr kriechen und ihre Nahrung aufsuchen kann; wenigstens fand ich, daß die mit Härchen besetzten Jugendformen des *Planorbis corneus* häufig auf diese Weise zugrunde gehen. Umgekehrt lieben die behaarten Landschnecken Deutschlands: *Helix hispida*, *obvoluta*, *personata*, *villosa*, *aculeata* alle die Nässe, und die Härchen sind offenbar nützlich, weil sie die Tropfen festhalten. Die großen Körner des Hafers und anderer Getreidesorten keimen rascher als die kleinen und fallen infolgedessen den Larven der *Oscinella frit* nicht so leicht zum Opfer. Nach de Vries (1906, S. 348) hat sich auf der Svalöfer Saatgutanstalt sogar gezeigt, daß bei Körnern derselben Ähre diese Unterschiede für die Widerstandskraft gegen die Fliege von Bedeutung sind. Die Pflanzenzüchter machen immer wieder die Erfahrung, daß die eine Sorte einer parasitären Infektion leicht, eine andre schwer zum Opfer fällt; diese verträgt Frost gut, jene schlecht; die eine gedeiht gut auf kalkhaltigem Boden, die andre nicht usw. Dabei sind die Sorten sich oft in morphologischer Hinsicht so nahe verwandt, daß sich der Grund für diese Unterschiede nicht ermitteln läßt. Kleine Differenzen in der Dicke und Oberflächenbeschaffenheit der Kutikula oder in der chemischen Zusammensetzung der Körper- und Zellsäfte können vielfach von vitaler Bedeutung werden. Wer allzu skeptisch ist, der erinnere sich der Erfahrungen, die wir selbst immer wieder machen, wie oft die Möglichkeit einer Erkältung oder ernsteren Erkrankung von Zufälligkeiten der Berufsart, der Kleidung, der Hautbeschaffenheit, der Ernährung oder der Umgebung abhängt, und wie oft kleine Ursachen große Wirkungen haben können. de Vries (1906, S. 368) erinnert daran, daß panachierte Blätter bei den verschiedensten Kulturpflanzen vorkommen und sich leicht aus Knospen wie aus Samen vermehren lassen. In der freien Natur findet man diese Varietät ge-

wären die für die historische Entwicklung so ungemein wichtigen Flüttaler vielleicht auch bei uns kaum bewohnbar, und unsre ganze Kultur stande vermutlich auf einem viel niedrigeren Niveau. — Für die Planktonorganismen ist die Schwebefähigkeit ein unbedingtes Erfordernis, und durch lange Stacheln und Fortsätze, Gallerthüllen, wasserhaltiges Bindegewebe, Gasblasen, Fetteinlagerungen und andre Einrichtungen suchen sie der von Temperatur und Salzgehalt abhängenden Dichte des Meerwassers gerecht zu werden. Diese Anpassungen sind von einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit, obwohl sie alle »passiv« (s. S. 24) sind. Nahe verwandte Varietäten oder Arten zeigen konstante Unterschiede, je nachdem sie in wärmeren oder in kälteren, salzreicherem oder salzärmeren Meeresstromungen leben, und obwohl sie oft nur unbedeutend sind, müssen sie doch von vitaler Bedeutung sein, da sie regelmäßig beobachtet werden. So hat der indische Ozean durchschnittlich eine Wasserdichte von 1,021 und 1,022, der atlantische von 1,023 und mehr, und dieser Unterschied in der dritten Dezimale kommt bei *Planktoniella sol* und *Ceratium*-Arten darin zum Ausdruck, daß in jenem die Schwebefortsätze viel länger sind als in diesem (s. Karsten, Phytoplankton der deutschen Tiefseeexpedition). Ferner sind die Eier von Dorsch, Flunder, Khesche und Sprott in der Ostsee immer etwas größer als in der Nordsee, weil sie nur durch größeren Wassergehalt sich in dem salzärmeren Ostseewasser schwebend erhalten können. Wie Strodtmann (Mitteil. Deutsch. Seefischereiverein. 22. 1906, S. 373) gezeigt hat, erfolgt die Vergrößerung der Eier schon im Ovarium und beruht auf einer etwas andern chemischen Zusammensetzung der Ovarialflüssigkeit, mithin auf sehr geringfügigen Rassenunterschieden.

Ad. c. Variationen in der Fruchtbarkeit. Dieser Punkt ist von der größten Wichtigkeit, wird aber immer wieder von gedankenlosen Gegnern des Selektionsprinzips vergessen; er ist um so wichtiger als größere oder geringere Vermehrungskraft sehr oft ein erbliches Merkmal bestimmter Familien ist, welches sich äußerlich nicht markiert: Castle konnte bei der Obstfliege, *Drosophila*, und Pearl-Surface konnten bei Hühnern derselben Rasse Stämme mit höherer und solche mit niedrigerer Fruchtbarkeit nachweisen, welche äußerlich nicht zu unterscheiden

an Rötz und Tuberkulose, aber nicht Feldmäuse; Neger leiden weniger an Gelbfieber, aber mehr an Tuberkulose und Schlafkrankheit als Europäer. Der Pilz *Fusicladium dendriticum* geht nur an bestimmte Apfelsorten. Amerikanische Reben sind viel widerstandsfähiger gegen die *Phylloxera* als die europäischen, und zwar auf Grund einer nur mikroskopisch nachweisbaren Fähigkeit, nämlich weil sie rascher und intensiver Kork um das verletzte Gewebe herum bilden und dadurch ein Umschlagreifen der Fäulnis verhindern. Ähnliche Verhältnisse müssen vielfach auch für Tiere gelten. In Afrika beherrscht die Tsetsefliege weite Gebiete, und nur diejenigen Huftiere bleiben verschont, bei denen die Haut eine gewisse Dicke hat, so daß sie nicht vom Rüssel durchbohrt werden kann. So können in diesem Falle wenige Millimeter entscheiden über Sein oder Nichtsein! In Übereinstimmung hiermit machte P. Knuth<sup>1</sup>, welcher in Uruguay das Texasfieber studiert hat, die Erfahrung, daß das im Zeckengebiet der La Plata-Staaten geborene Kreuzungsvieh (»Mestizos«) infolge seiner dünneren Haut und geringeren Widerstandsfähigkeit empfänglicher ist für die Piroplasmen als das grobe Landvieh (»Criollos«). — Die drei Arten von Malariaerreger liefern ein weiteres Beispiel dafür, daß kleine konstitutionelle Unterschiede eine enorme wirtschaftliche Bedeutung erlangen können. Bekanntlich herrscht das Quartanafieber in Ländern mit kälterem Klima, z. B. in Europa nördlich von den Alpen, während das Tertiana- und das Tropicafieber in Südeuropa und namentlich in den Tropen seinen verwüstenden Einfluß ausübt. Der Grund ist, daß die Entwicklung des weniger schädlichen Quartanaparasiten (*Plasmodium malariae*) in der Mücke nur zwischen den Temperaturgrenzen von 16,5—30° C vor sich geht, während die gefährlichen Arten *Plasmodium vivax* und *Pl. praecox* höhere Temperaturen (18° bis über 30° C) benötigen. Dieser physiologische, auf äußere Merkmale überhaupt nicht zurückführbare Unterschied in der Temperaturempfindlichkeit ist der Grund, weshalb allein in Italien etwa zwei Millionen Menschen jährlich erkranken, während nördlich der Alpen die Seuche keine nennenswerte Rolle spielt. Bestände dieser Unterschied nicht und würde *Pl. praecox* auch bei uns gedeihen, wie in den Tropen, so

<sup>1</sup> P. Knuth, Experimentelle Studien über das Texasfieber der Rinder. Leipzig, 1905. Dissertation.

einwirken, so wird einem klar, wie vorsichtig man sein muß bei der Beantwortung der Frage, ob irgend ein Merkmal Selektionswert hat oder nicht. Kleine Aenderungen im Gebiß, in der Wahl der Nahrung, in der Lebensweise, ja sogar in der Brutpflege und in andern Instinkten — also in Merkmalen, die morphologisch nicht zum Ausdruck kommen — können auf die Zahl der Nachkommen erheblich einwirken und dadurch Selektionswert erlangen. Ich verweise hier noch auf E. v. Hartmann, welcher (1875, S. 77) richtig erkannt hat, daß Eigenschaften, welche die Zeugungskraft erhöhen, zur Selektion führen müssen, der aber nicht betont, wie wichtig dieser Punkt für die Beurteilung des Selektionswerts eines Charakters ist.

Der Satz, daß große Fruchtbarkeit einen Vorteil im Kampf ums Dasein bedeutet, unterliegt natürlich, wie alle biologischen Feststellungen, gewissen Einschränkungen. Auch diese organische Eigenschaft kann ins Übermaß gesteigert werden und dann mehr schaden als nutzen. Die Eier dürfen nicht zu klein werden, weil sonst der Embryo auf einem zu fruhren, nicht erhaltungsfähigen Stadium ausschlüpft. Ganz besonders darf bei Tieren mit Brutpflege die Zahl der Nachkommen nicht zu groß werden, weil sonst das einzelne Junge zu wenig Pflege und Nahrung erhält. Daher ist bei Vögeln und Säugern die Zahl der Nachkommen direkt eine »Anpassung« und hängt ab von den Lebensverhältnissen. So legen die fleischfressenden Vögel weniger Eier als die Pflanzen- und Insektenfresser, denen die Nahrung selten ausgeht. In warmen Klimaten ist die Zahl der Eier kleiner als in kalten. Schauinsland beobachtete sogar, daß auf Laysan, einer zum Sandwicharchipel gehörigen Insel, alle Vogel nur ein Ei legen. Viel verfolgte Vogel, namentlich unsre kleinen Singvogel und die Bodenbruter (Auerhuhn 8—12, Rebhuhn 15—20 in einem Gelege), haben besonders viele Eier. Aber solche Tatsachen widerlegen nicht den allgemeinen Satz, daß hohe Fruchtbarkeit selektionswertig sein kann.

Um das Überleben der fruchtbarsten Varietät zu bezeichnen, sind verschiedene Ausdrücke vorgeschlagen worden: K. Pearson (1897, 1900) spricht von »reproductive selection«, Gulick (1905, S. 90 u. App. II) von »fecundal selection« und »fecundal transformation«, endlich v. Ehrenfels (1903, S. 89) von »fekundativer

waren. Ebenso sind sehr häufig die Rassen einer Art in verschiedenem Grade fruchtbar: unter den Farbenrassen der Hausmaus neigen besonders die orangefarbenen, unter den Kaninchen die Widder zur Unfruchtbarkeit. Gewisse Hühnerrassen brüten schlecht, andre, wie die Bantams, sehr gut. Unsre Kenntnisse erblicher Fruchtbarkeitsunterschiede sind freilich noch gering und beziehen sich fast ganz auf die Kulturorganismen. Bei wilden Arten ist meist nur die Variabilität der Fruchtbarkeit festgestellt und nicht untersucht worden, ob sie somativer oder mutativer Natur ist. So schwankt z. B. die Zahl der Eier des Kiefernspinners (*Lasiocampa pini*) nach Eckstein zwischen 88 und 330 und beträgt im Durchschnitt etwa 200.

Für ein viel verfolgtes Tier wird jede Zunahme in der Zahl der Eier oder jede Verbesserung in der Brutpflege Selektionswert besitzen, d. h. im Laufe einiger Generationen dieser Varietät das numerische Übergewicht und schließlich die Alleinherrschaft sichern, woraus sich die merkwürdigen Fälle von Brutpflege (z. B. *Pipa dorsigera*) erklären. Bei Parasiten, welche einen durch ein- oder mehrfachen Wirtswechsel komplizierten Entwicklungsgang durchmachen, wird jede Vermehrung der Reproduktionskraft die Chancen für die Ausbreitung begünstigen und einer nach dieser Richtung hin nur ein wenig bevorzugten Varietät im Laufe der Generationen zum Siege verhelfen, weshalb denn auch z. B. die Cestoden, Distomen, Sacculinen und Sporozoen (eine Malaria-Oocyste vermag günstigenfalls bis zu 10 000 Sporozoiten zu erzeugen) eine erstaunliche Menge von Nachkommen produzieren. Viele Forscher scheinen immer wieder zu vergessen, daß alle diejenigen kleinen Vorteile, welche direkt oder indirekt eine Erhöhung der Fruchtbarkeit zur Folge haben, im Laufe von Generationen Selektionswert erlangen müssen. Der betreffende Vorteil einer Varietät braucht nicht sofort über Leben und Tod zu entscheiden, sondern es genügt, wenn langsam die Zahl der Individuen der Varietät zunimmt und diejenige der Stammform abnimmt. Bedenkt man, wie variabel die Zeugungskraft der Individuen einer Spezies zu sein pflegt und wie sehr sie manchmal von geringfügigen äußeren Faktoren aller Art in günstigem oder ungünstigem Sinne beeinflußt werden kann, und wie viele Momente fördernd oder störend auf die Entwicklung des befruchteten Eies bis zum geschlechtsreifen Tier

fähig. Sie bilden sich durch eine solche unzeitige Fütterung zurück, indem sie eine Flüssigkeit abgeben, welche sich in der Leibeshöhle an- sammelt. Regenbogenforellen haben in einigen Fällen kein befruchtungsfähiges Sperma gebildet, weil sie in Karpfenteichen ohne Durch- fluß gehalten wurden. »Werden Laichreife Huchen (*Salmo hucho*). Männchen auch nur etwa eine Woche lang in engen Behältern, selbst in demselben fließenden Wasser eingesperrt, in welchem sie gefangen sind, so macht man die Beobachtung, daß das Sperma derselben sich rückbildet, es verliert seine rahmartige Konsistenz, wird bläulich wasserig, und die Spermatozoen bekommen auf Wasserzusatz keine Bewegungsfähigkeit mehr, kurz: das Sperma wird völlig ungeeignet zur Befruchtung. ... Auch die Aeschen (*Thymallus vulgaris*) sind in ihren Geschlechtsprodukten überaus empfindlich gegen unnatürlichen Aufenthalt. Es ist z. B. nicht möglich, Aeschen in Teichen zur Laichreife zu bringen, auch wenn man sie nur ganz kurze Zeit vor ihrer Laichreife in dieselben ein- setzt. Wer Aeschen in der Gefangenschaft laichreif machen will, muß dieselben in abgesperrte Bachteile bringen, welche von einem starken Wasserstrom durchflutet sind.« Die Empfindlichkeit des Genital- systems läßt sich in einer andern Form am Helgolander Hummer gut beobachten. Die Fischer halten eine größere Anzahl derselben in durchlöcherten Kästen, welche frei im Meere verankert werden. Damit die Tiere sich nicht zu sehr stören, werden ihnen die Scheren zusammengebunden. Sie setzen in diesen Behältern nie ihre Eier ab, weil sie kein ruhiges Platzchen finden, um sich auf den Rücken zu legen. Die Folge ist, daß die schwärzlichen Dottermassen der Eier vom Blut resorbiert werden und der Farbstoff sich bald hier, bald dort in der Haut als schwarze Flecken abscheidet. Herbst (1906, S. 183) fand, daß bei künstlichen Bastardierungen zweier Seeigel (*Sphaerechinus*-Eier mit *Strongylocentrotus*-Samen) ein geringer Zusatz von NaOH zum Seewasser die Zahl der befruchteten Eier erhöht, daß jedoch große Vorsicht in der Verwendung dieses Mittels geboten ist, da bei 20 ccm Seewasser 1—2 Tropfen einer  $\frac{1}{10}$  n NaOH gunstig wirkten, während drei und mehr Tropfen schadeten. Reziproke Kreuzungen sind bei Tieren und Pflanzen manchmal ungleich fruchtbar. So sind bei Hühnern Plymouth Rock ♂ × schwarze Cornish ♀ sehr fruchtbar (nur 4% nicht ausschlie-

Auslese». Am besten ist die Bezeichnung von Pearson, denn es kommt nicht bloß auf die Befruchtung an, sondern auf alle möglichen andern Einrichtungen zum Schutz des Embryos und des jungen Tieres — Eischalen, Form und Färbung der Eier, Austrocknungsfähigkeit derselben, Laich, Brutpflege, Plazenta, Milchdrüsen, Schutzfarben der Mutter und Jungen u. a.; denn maßgebend ist nicht die Zahl der Eier, sondern nur, wie viele Individuen es bis zum geschlechtsreifen Alter bringen. Ich kann aus diesem ungeheueren Gebiete nur einige Beispiele herausgreifen, um zu zeigen, daß kleine Variationen über Sein oder Nichtsein entscheiden können. Zunächst sei auf Darwin, Var. II, Kap. 18, S. 170ff. hingewiesen, welcher viele Arten aufzählt, deren Fruchtbarkeit durch veränderte Lebensbedingungen herabgesetzt oder aufgehoben wurde, namentlich durch Gefangenschaft, obwohl die betreffenden Tiere (Elefant) in derselben ein hohes Alter erreichen und keine Krankheitssymptome zeigen. Ebenso führt zu nahe Verwandtschaft (Inzucht) bei höheren Tieren und Schmetterlingen fast immer zu Unfruchtbarkeit. Pictet (Arch. sc. phys. et nat. [IV], 14, 1902, p. 537—40) beobachtete, daß die mit Nußbaumblättern gefütterten Raupen von *Ocneria dispar* kleinere und heller gefärbte Schmetterlinge liefern, deren Fruchtbarkeit sehr herabgesetzt ist. In den Mitteilungen des deutschen Seefischerei-Vereins (19. 1903, S. 197) wird berichtet, daß die in Südrußland in Teichen gehaltenen Störe zwar vortrefflich gedeihen, aber sich nicht vermehren, weil sie hierzu fließendes Wasser nötig haben. Dasselbe gilt für den Sterlet, dessen Geschlechtsorgane sich bei einem Aufenthalt in Teichen wenig oder gar nicht entwickeln. Hofer (Allgemeine Fischereizeitung 1903, S. 276/77) weist auf die große Empfindlichkeit des Genitalapparats der Salmoniden hin. Alle Vertreter dieser Familie<sup>1</sup> stellen schon wochenlang vor der Laichzeit die Nahrungsaufnahme vollständig ein, damit das Blut nicht mehr den Darm ernährt, sondern die aufgespeicherten Reservestoffe nur dem Eierstocke zuführt. Werden Regenbogenforellen bis kurz vor der Laichzeit, wenngleich nur sehr mäßig, gefüttert, so sind die abgesetzten Eier nicht befruchtungs-

---

<sup>1</sup> Eine Ausnahme machen, wie es scheint, zuweilen die Lachse im Odergebiet.

Die funktionelle Korrelation ist besonders leicht zu beobachten und spricht sich darin aus, daß fast alle Organe eines Tieres direkt oder indirekt in Wechselwirkung stehen. Wie innig dies Abhängigkeitsverhältnis ist, davon überzeugt man sich am leichtesten an sich selbst bei Erkrankungen: eine Verstopfung erzeugt Kopfweh, ein leichter Darmkatarrh verändert die Beschaffenheit des Urins und dergleichen. Die Schwangerschaft ruft häufig Störungen aller möglichen andern Organe hervor und bewirkt eine korrelative Vergrößerung der Brustdrusen, und beim Weibe lassen sich durch künstliches Emporziehen der Brustwarzen sogar Wehen hervorrufen. Es sei hier auch an die oben (S. 13) erwähnten Beziehungen der Schilddrüse zu andern Organen erinnert. Die Korrelation kann, wie die sekundären Geschlechtscharaktere erkennen lassen, eine so innige werden, daß ihre Entstehung und Ausbildung direkt abhängt von bestimmten Stadien der betreffenden Organe. Sind Bildungen korrelativ, z. B. durch innere Sekretion, hervorgerufen und auf eine gewisse Höhe gehoben worden, so können sie Selektionswert erlangen und von nun an durch Zuchtwahl gesteigert werden. Wie Darwin (Var. II, S. 467) hervorhebt, hat der Mensch dadurch, daß er den Kamm der Hühner durch Zuchtwahl vergrößerte, dem Schädel Knochenleisten und Vorsprünge gegeben; »dadurch, daß er die äußere Form der Kropftaube beachtete, hat er die Größe des Ösophagus enorm vermehrt, hat die Zahl der Rippen vergrößert und ihnen eine größere Breite gegeben. Dadurch, daß er bei der Botentaupe durch stetige Wahl die Fleischlappen am Oberkiefer vergrößerte, hat er die Form des Unterkiefers bedeutend modifiziert, und so in vielen andern Fällen«. Da die Intelligenz des Menschen im allgemeinen von der Größe des Gehirns abhängt und letztere die Größe des Schädels bedingt, so hat sich die niedrige Stirn des *Pithecanthropus erectus* in die etwas höhere des *Homo primigenius* vom Neandertal und von Spy verwandelt und diese in die jetzige Form. Wie Röse (1906) in einer interessanten Arbeit gezeigt hat, erhalten die Schulkinder mit dem größten Kopfumfang durchschnittlich die besten Zeugnisse, so daß auch gegenwärtig jene Korrelation noch besteht und bei den Kulturvölkern langsam zu einer Vergrößerung des Schädels führen muß. Von der Schädelform hängen wieder andre Verhältnisse korrelativ ab; so haben, wie Röse nach-

pfende Eier), während bei reziproker Paarung 24% Versager beobachtet wurden (Pearl-Surface 1910, S. 93). Das Sperma des Cornishhahns scheint sich also im Ovidukt der Plymouthhenne nicht wohl zu fühlen und leicht abzusterben. Sehr bekannt ist die Verminderung der Fruchtbarkeit beim Menschen durch Alkoholismus. — In dieses Kapitel gehören auch alle Einrichtungen, welche die sexuelle Erregung der Weibchen und damit ihre Befruchtung begünstigen. In dem Abschnitt über »sexuelle Zuchtwahl« werde ich eine Übersicht geben über die verschiedenen hierbei verwandten Mittel, von denen einige durch die unscheinbarsten Strukturen zustande kommen. So ist der Schillerglanz vieler männlicher Vögel (Schwanz des Pfaues), Schmetterlinge und der Sapphirinen gewiß dazu angetan, tiefen Eindruck auf das Auge zu machen, und trotzdem wird er nicht hervorgerufen durch ein besonderes Pigment, sondern durch winzig kleine, nur mit dem Mikroskop nachweisbare Strukturverhältnisse. Aus dem Gesagten ergibt sich: Kleine Veränderungen in der Lebensführung, in der Organisation und in der Umwelt können Unterschiede in der Fruchtbarkeit hervorrufen und dadurch im Laufe von Generationen der begünstigten Rasse das numerische Übergewicht verschaffen.

III. Drittens besitzen wir eine Anzahl von **Hilfsprinzipien**, nach denen ein anfangs indifferentes Merkmal sich allmählich umgestalten und schließlich selektionswertig werden oder bei veränderter Lebensweise diese Bedeutung plötzlich erlangen kann.

a) Ein Organ kann durch **Korrelation**, d. h. durch gesetzmäßige Zusammenhänge derartig mit einem andern nützlichen Organ verbunden sein, daß es sich in ähnlichem Maße vervollkommenet, wie dieses durch Selektion gesteigert wird.

Wie ich in der »Vererbungslehre« § 68 näher auseinandergesetzt habe, sind hier zwei Formen zu unterscheiden: die funktionelle oder physiologische Korrelation, bei der ein Körperteil einen andern durch seine Gestalt, Wachstumsweise, innere Sekretion oder sonstwie beeinflußt, und die idioplasmatische oder determinative, bei der ein Erbfaktor zwei oder mehr Eigenschaften auslöst, welche dann natürlich stets zusammen auftreten.

wicklungsreihen ergeben, wobei die niederen Stadien bei den kleineren, die höheren bei den größeren Arten angetroffen werden. Es besteht eine innige »phyletische«, im Laufe der Stammesgeschichte entstandene Korrelation zwischen Körpergröße und Organisationshöhe bei den Chitonen, was so zu verstehen ist, daß größere Tiere starker und daher im allgemeinen im Kampfe ums Dasein gunstiger gestellt sind. Sie verdrangen die kleineren Artgenossen, falls mit der Großenzunahme eine Verbesserung der Organisation Hand in Hand geht, denn ein größerer Organismus verlangt leistungsfähigere Organe für die Verdauung, Atmung und andre Funktionen als ein kleiner. So sehen wir, daß bei den Chitonen mit wachsender Körpergröße die Zahl der Kiemen ansteigt, der Darm länger und die Nieren komplizierter werden. Wie diese Harmonie der Veränderungen verschiedener Organe, diese Koaptation, zu erklären ist, wird beim nächsten Einwand besprochen werden. Hier sei nur betont, daß die Selektion dazu beitragen wird, daß die passenden Korrelationen erhalten bleiben, und so wird sie selbst zur indirekten Ursache solcher Wechselbeziehungen in vielen Fällen. Ist das richtige korrelative Verhältnis bestimmter Organe erst einmal angebahnt, so genügt es, wenn die Selektion nur ein Organ berücksichtigt; die Korrelate werden sich dann von selbst entsprechend verändern. Ähnliche Erwagungen haben Crampton (1905) dazu geführt, von einem besonderen »Prinzip der korrelativen Basis für die Selektion« zu sprechen.

Über die Variabilität solcher Eigenschaften, welche von demselben Erbfaktor abhängen (= determinative Korrelation), fehlen zurzeit genauere Beobachtungen. Bei den Hausmausen bedingt das Gen *E* eine dunkle Pigmentierung der Haare und eine schwarze Retina, während *e* eine hellere Haarfärbung und eine rote Retina erzeugt. Es ist anzunehmen, daß in diesem Falle eine Plüsvariation von *E* Haare und Netzhaut dunkler pigmentiert. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß eine Selektion der Pelzfarbe gleichzeitig das Sehvermögen beeinflußt. Sehr häufig sind die korrelativ verknüpften Eigenschaften so verschiedenartig, daß es unentschieden bleibt, ob sie immer gleichsinnig variieren. Die Rispenform des Hafers bedingt z. B. gleichzeitig eine Ligula, d. h. ein Blatthäutchen an der Basis des Blattes, und bei Bohnen beeinflußt ein Pigmentfaktor auch Größe und Form der Samen. Es liegen Beispiele

wies, Breitgesichter ganz allgemein bessere Zähne als Langgesichter, was soweit geht, daß von 6034 deutschen Soldaten die längsten Gesichter »beinahe doppelt so viele schlechte Zähne wie die breitesten« haben. »Je weniger der Kulturmensch sein Gebiß in ausgiebiger Kau-tätigkeit übt, um so mehr entarten die Kaumuskeln, um so schmäler wird das Gesicht, um so enger sind Gaumen und Unterkiefer, um so häufiger erkranken die Zähne.« Bei den noch unter der Herrschaft der natürlichen Zuchtwahl stehenden primitiven Menschenrassen werden daher schmale Schädelformen sich nicht entwickeln können, falls auch für sie diese Korrelation gilt.

Beim Fadenmolch (*Triton palmatus* ♂) treten zur Brunstzeit Schwimmhäute zwischen den Hinterzehen auf und erhöhen die Beweglichkeit, und wahrscheinlich wirken der verbreiterte Schwanz und der Rückenkamm der übrigen Molche ebenso. Die Sporen der Hähne und die Geweihen der Hirsche sind wohl zuerst durch einen von den Hoden ausgehenden Reiz erzeugt worden, später aber durch geschlechtliche Zuchtwahl und natürliche Selektion (da sie auch als Verteidigungswaffen gegen andre Arten dienen) weiter differenziert worden. Die Flughaut der Flugbeutler, fliegenden Eichhörnchen, des *Galeopithecus*, der Chiropteren und des *Draco volans* erklärt sich dadurch, daß bei den von Ast zu Ast springenden Vorfahren dieser Tiere durch das Ausstrecken der Arme ein Reiz auf die Haut an den Seiten des Körpers ausgeübt wurde, der zur Bildung einer Falte führte. Indem dieser Reiz durch Generationen hindurch andauerte und sich steigerte in dem Maße, als die Tiere selbst sich an diese Lebensweise mehr und mehr anpaßten, wurde die Falte allmählich größer und größer, bis sie schließlich als Fallschirm zu funktionieren vermochte. Von dem Moment an, wo sie in dieser Eigenschaft selektionswertig wurde, erfolgte die Weiterentwicklung erheblich rascher und bis zu weit höherem Grade, als durch korrelativen Reiz allein möglich gewesen wäre. Weiter unten (siehe S. 187) folgen die Weldonschen Versuche, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Abnahme der Stirnbreite bei *Carcinus maenas* ♂ unter gewissen Bedingungen in Korrelation steht mit dem Atmungsvermögen. In meiner Chitonendarbeit (Teil C, S. 512) habe ich gezeigt, daß sich für fast alle Organe aus der vergleichenden Anatomie phyletische Ent-

abgegliedert, welche wie Beine zum Geben dienen (Fig. 36), und die Ohrmuscheln vieler Fledermäuse dienen nicht nur zum Auffangen der

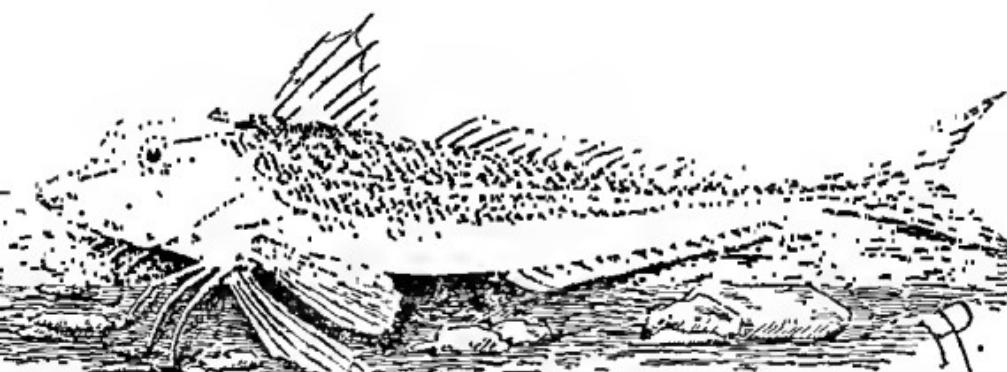


Fig. 36. *Trigla gurnardus*, grauer Knurthahn.  $\frac{1}{3}$  naturl. Größe. (Original)

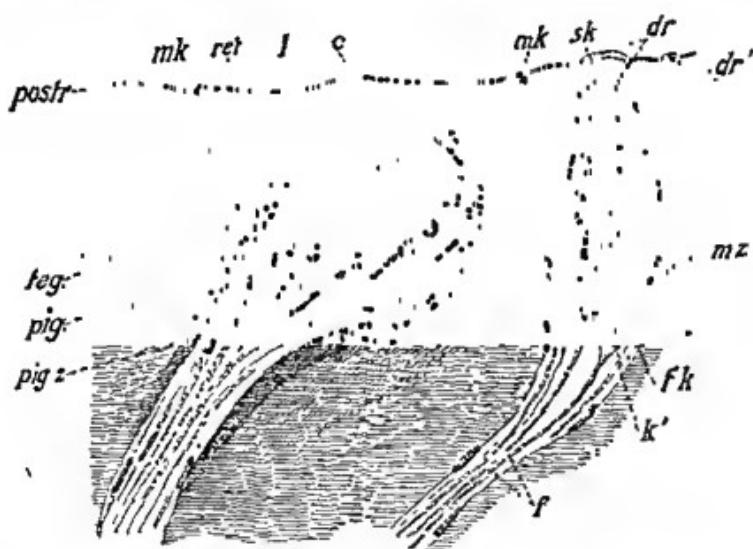


Fig. 37. Auge und Aesthet aus der Schale einer Kaferschnecke, *Tonicia fastigiata*. *sk* Kappe des großen, *mk* des kleinen Astheten. An dem Auge ist diese Kappe zur Linse *I* geworden. *fk* und *mz* Sinneszellen der Astheten, welchen im Auge die Retinazellen *ret* entsprechen. *dr* und *k* Drusenzellen. *pig.* = Pigmentzellen, welche Pigment (*fig.*) in die umgebende Schalenmasse (*teg.*) absondern. *postr* Hornschicht der Schale.  
(Nach Plate, Chitonen I, Tafel 11, Fig. 121.)

Schallwellen, sondern durch Entwicklung nervenreicher Vorsprünge und Aufsätze fühlen sie im Fluge die Nähe fester Gegenstände, während die Ohrmuscheln vieler Huftiere im Nebenamte als Fliegenwedel dienen

vor, daß eine positive Verschiebung der einen Eigenschaft eine negative der andern zur Folge hat, aber selbst dann kann infolge determinativer Korrelation eine indifferente Eigenschaft zur Höhe des Selektionswerts gebracht werden. Eine solche Heterogenität der verbundenen Merkmale wird sehr oft beobachtet, z. B. sind beim Menschen Haar- und Zahnanomalien nicht selten verknüpft, letztere auch zuweilen mit Störungen der Linse. Weiße Katzen mit blauen Augen sind fast immer taub. Orangegelbe Mäuse neigen zu Bauchwasser und damit zur Unfruchtbarkeit. Beim Petkuser Roggen bedingt grüne Kornfarbe einen festeren Halm und höheren Körnertrag als gelbe. Nillson-Ehle (1909, S. 74) fand, daß weißkörniger Weizen nach starkem Regen zur Erntezeit in den Hocken viel leichter keimte, als rotkörniger, und zwar war dieser besonders widerstandsfähig, wenn die rote Farbe durch drei gleichsinnige Faktoren hervorgerufen wurde. Es ist daher immer möglich, daß die Selektion eines Merkmals gleichzeitig eine Steigerung einer ganz andern Eigenschaft bewirkt.

b) Ein zweites Hilfsprinzip zur Erreichung der Selektionswertigkeit ist das Prinzip des Funktionswechsels, das von Dohrn (1875, S. 60ff.) zuerst näher durchgeführt worden ist: ein Organ kann im Dienste einer bestimmten Funktion durch Selektion oder durch Übung auf eine gewisse Höhe gehoben worden sein. Gleichzeitig kann sich damit eine zweite Funktion entwickelt haben (Funktionserweiterung), indem irgendwelche Besonderheiten der Lage, des Baues oder der Bewegungsweise eine Verwertung nach einer neuen Richtung hin zuließen. Diese Nebenfunktion war anfangs von keiner, oder nur von geringer Bedeutung. Ändern sich die Lebensverhältnisse und stellt der Kampf ums Dasein neue Ansprüche, so können sie plötzlich Selektionswert erlangen. So treten sehr oft die Extremitäten der Krebse in den Dienst der Atmung, Begattung und Brutpflege, wobei ihre ursprüngliche lokomotorische Funktion unverändert fortbestehen kann oder mehr und mehr zugunsten der neuen Aufgabe zurücktritt. In der Nordsee lebt eine interessante Krabbe, *Corystes cassivelamus* Leach., welche sich tief in den Sand eingräbt und dann die großen Fühler nicht zum Tasten, sondern durch Aneinanderlagerung als Röhre zum Herbeileiten des Atemwassers braucht. Die Brustflosse der Knurrhähne (*Trigla*) hat drei Strahlen

abgegliedert, welche wie Beine zum Gehen dienen (Fig. 36), und die Ohrmuscheln vieler Fledermäuse dienen nicht nur zum Auffangen der

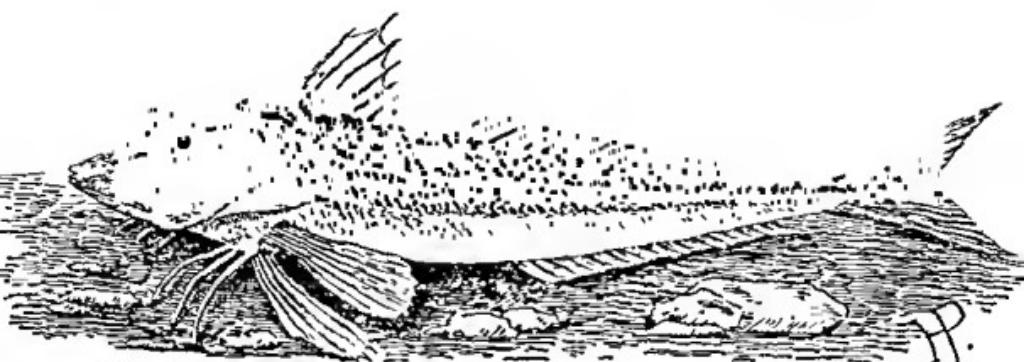


Fig. 36. *Trigla gurnardus*, grauer Knurrhahn.  $\frac{1}{3}$  naturl. Größe. (Original)

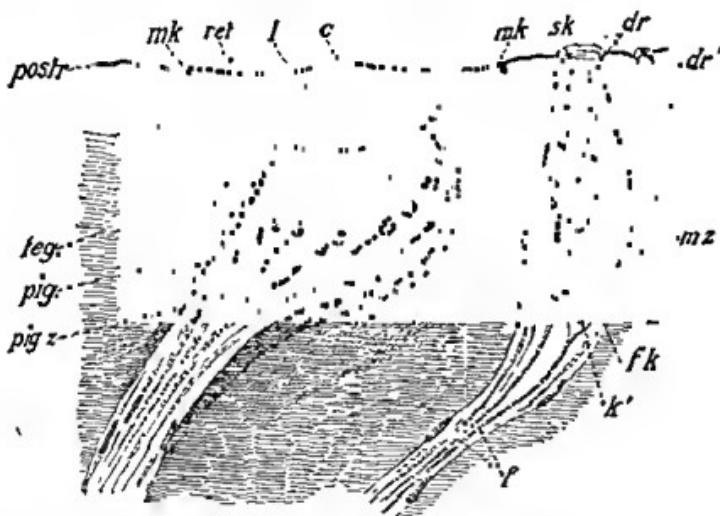


Fig. 37. Auge und Aesthet aus der Schale einer Kaferschnecke, *Tonicia fastigiata*. *sk* Kappe des großen, *mk* des kleinen Astheten. An dem Auge ist diese Kappe zur Linse *l* geworden. *fk* und *mz* Sinneszellen der Astheten, welchen im Auge die Retinazellen *ret* entsprechen. *dr* und *k* Drusenzellen. *pig.* = Pigmentzellen, welche Pigment (*fig.*) in die umgebende Schalenmasse (*fege*) absondern. *postr* Hornschicht der Schale.  
(Nach Plate, Chitonen I, Tafel II, Fig. 121.)

Schallwellen, sondern durch Entwicklung nervenreicher Vorsprünge und Aufsätze fühlen sie im Fluge die Nähe fester Gegenstände, während die Ohrmuscheln vieler Huftiere im Nebenamte als Fliegenwedel dienen

und die Insekten von den Augen scheuchen. — In vielen Fällen wird nun unter dem Zwange veränderter Lebensweise die sekundäre Funktion allmählich zur Hauptaufgabe, d. h. es erfolgt ein Funktionswechsel, welcher den physiologischen Charakter des betreffenden Organs vollständig verändert. Eine solche tiefgreifende Änderung könnte nicht verhältnismäßig rasch eintreten, wenn sie sich nicht langsam angebahnt hätte. So haben sich, um einige Beispiele anzuführen, bei manchen Fischen (*Gobius*, *Gobiesox*, *Cyclopterus*) die Bauchflossen in Saugscheiben umgewandelt, die Gehörorgane haben sich meist aus Statozysten ent-

wickelt, aus der ersten Kiemenspalte ist der Gehörgang der Landwirbeltiere hervorgegangen; eine der Schwimmblase homologe Schlundtasche wurde zur Lunge; die Flügel der Pinguine haben sich in Ruderflossen verwandelt; aus den Ästheten (Fig. 37) der Chitonen (Fig. 38) sind Schalenaugen geworden; die Kiemen der Larve von *Salamandra atra* sind durch die intrauterine Entwicklung gezwungen worden, Nahrungsdotter aufzusaugen; die Kloakendrüsen der weiblichen Urodelen dienen als Receptaculum seminis; und beim »fliegenden Frosch« (*Rhacophorus reinwardti*) funktioniert die Schwimmhaut beim Herabspringen von den Ästen zum Boden als Fallschirm (weitere Beispiele bei Jacobi, 1906).

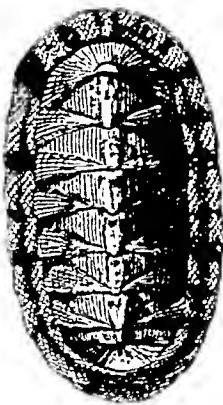


Fig. 38.  
Käferschnecke  
*Chiton squamosus.*

c) Durch den Wechsel der Existenzbedingungen oder der Lebensweise können zufällig entstandene **indifferente** Merkmale eines Organs, welche in keinem Zusammenhange stehen mit dessen Funktion, plötzlich **selektionswertig** werden. Bei den Reptilien und Vögeln sind die Schädelnähte sicherlich ohne Bedeutung für das Auskriechen aus dem Ei, bei den viviparen Säugern aber können sie als Anpassungen an das Passieren des Beckens während der Geburt von größter Wichtigkeit sein. *Lacerta vivipara* hat durch die Viviparie bei uns vielleicht keinen Vorsprung vor nahe verwandten Arten voraus, in Skandinavien aber verdankt sie allein diesem Umstände ihre Lebensfähigkeit, weil die Entwicklung der Embryonen dadurch unabhängig wird von der Sonnenwärme, und in den Alpen vermag sie aus diesem Grunde höher als irgend

eine andre Eidechse emporzusteigen, nämlich bis zu 2800 m. Die gewöhnlichen Mistkafer (*Geotrupes*, *Copris*) tragen den Dung mühsam zwischen den Vorderbeinen zur Bruthöhle, während *Sisyphus* und



Fig. 39. Kotrohre von der Larve von *Lyda campestris* L., Kieferngespinnstwespe  
Nach einem Präparat des phylet. Museums in Jena.

*Scarabaeus* zu »Pillendrehern« geworden sind, indem sie mit langen gebogenen Hinterschienen die Dungkugel rollen. Die Aenderung in der Form der Hinterbeine trat vielleicht primär auf und zwar zuerst bedeutungslos. Als aber das Tier seine Brutpflege anderte, war sofort die Anpassung da. Die Bienen haben sich sehr wahrscheinlich

aus Grabwespen entwickelt, indem sie die Brut statt mit Fleischnahrung mit Pollen und Honig versorgten. Bei dieser Umwandlung erlangten die bis dahin bedeutungslosen Körperhaare plötzlich als Sammelapparat den höchsten Wert. Die Nektarien waren für die Blüten zuerst vermutlich nutzlos; von dem Moment an, wo die Insekten sie als Nahrungsquelle kennen lernten und unbewußt die Kreuzbefruchtung sicherten, wurden sie von größter Bedeutung und die indirekte Veranlassung zur Entstehung der Farbenpracht der Blumen. Das Loslösen der männlichen Blüten der oben (S. 91) besprochenen *Vallisneria spiralis*

war vermutlich ursprünglich eine völlig bedeutungslose Eigenschaft, da die Befruchtung der noch nicht untergetauchten weiblichen Blüten dadurch weder begünstigt noch erschwert wurde. Von dem Moment ab, wo die Pflanze in tieferes Wasser einwanderte und ihre weiblichen Blütenstiele verlängerte, war sie von vitaler Bedeutung. Die Flora der Koralleninseln weist eine

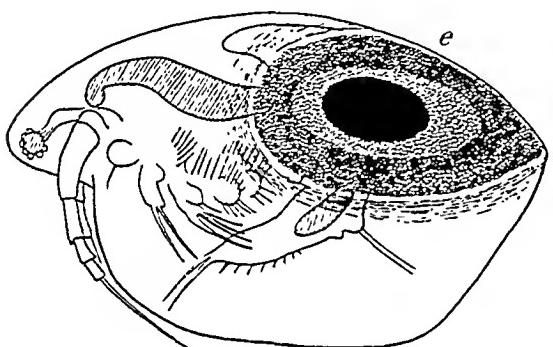


Fig. 40. Sexualweibchen einer Daphnide (*Simcephalus*) mit Ephippium (e). Das lufthaltige Gewebe desselben umgibt ein befruchtetes Ei.

Nach Götte.

große Anzahl von Arten auf mit schwimmfähigen Samen, ein Umstand, der gewiß sehr häufig für die Pflanzen ohne Wert war, aber in andern Fällen (Sturmfluten, Überschwemmungen) sie vor Untergang bewahrte und ihnen ein sehr großes Verbreitungsgebiet eroberte.

Die Kotballen, welche der Tierkörper ausscheidet, sind natürlich im allgemeinen für die betreffende Art wertlos; es gibt aber einige Tiere, welche aus ihnen eine Schutzhülse fabrizieren, so unter den Rädertieren *Melicerta ringens* und unter den Insekten einige Psychiden und Blattwespen (Fig. 39) unter Benutzung der Fäden der Spinndrüse. Unter den Cladoceren besitzen die *Sididae* und *Holopedidae* noch keine Ephippien, welche sich bei den übrigen aus den bei der Häutung abgeworfenen Schalen entwickelt haben, indem die Eier in ihnen deponiert wurden, und zwar zuerst viele, später nach Vervollkommenung

des lufthaltigen Gewebes (Fig. 40) nur zwei oder eins. In solchen Fällen sind die Hauptelemente der Anpassung also schon vorhanden (bei der Blattwespe die Kotballen und die Gespinnstfäden) und brauchten nur verknüpft zu werden.

d) Es gibt Organe von universellem Charakter, welche nach den verschiedensten Richtungen umgestaltet werden können. So der Schwanz der Säuger in seiner ursprünglichen Form als langes, überall gleichmäßig behaartes Organ, das in einen buschigen Steuerschwanz beim Klettern von Ast zu Ast oder durch Ausbildung einer Endquaste in einen Fliegenwedel oder unter teilweisem Verlust der Haare in einen Greifschwanz, ferner in ein Balanceorgan, ein Stutzorgan beim Springen; ein Steuer beim Schwimmen, eine Decke gegen Kalte und Regen (*Myrmecophaga jubata*) oder sonstwie verwandelt werden kann, ohne zuvor erhebliche Veränderungen durchlaufen zu müssen. Die Spaltfüße der Krebse, die Cirren der Anneliden, die Zahne der Säuger bieten Beispiele einer ähnlichen Plastizität und Umbildungsfähigkeit nach den verschiedensten Richtungen hin, wobei auch vielfach die Anfangsstufen von Nutzen waren.

e) Durch andauernden Gebrauch können Organe so vervollkommenet werden, daß sie selektionswertig werden. Die Backentaschen vieler Nager, Affen und des Schnabeltiers sind vermutlich durch die Gewohnheit entstanden, die Nahrung in der Mundhöhle aufzuspeichern, um sie danu im sicheren Versteck zu verzehren. Auf den Anfangsstadien konnten sie der betreffenden Varietät, bei der sie auftraten, kaum erheblichen Vorteil gewähren. Später aber konnten sie für viel verfolgte Tiere von vitaler Bedeutung werden, indem sie ihnen die Möglichkeit gewahrten, günstige Ernährungsgelegenheiten rasch auszunutzen. Die fliegenden Fische (*Exocoetus*) besitzen eine stark verlängerte untere Schwanzflossenhälfte, um beim Zurückfallen in das Wasser sich durch Hin- und Herschlagen derselben die Kraft zu einem zweiten Sprunge durch die Luft zu geben. Sie vermögen auf diese Weise den Raubfischen, welche ihnen in die Luft nachspringen oder im Wasser nachschwimmen, zu entgehen. Alle spezialisierten Extremitäten der Sauger (Grabschaufel des Maulwurfs, Springfuß des Kanguruhs, Pferdefuß usw.) sind wohl dadurch entstanden, daß die Gebrauchs-

wirkungen sich bei den verschiedenen Individuen, eventuell auch Rassen, verschieden intensiv äußerten und die Unterschiede allmählich sich so steigerten, daß sie im Kampf ums Dasein entscheidend waren. Es setzt dies natürlich voraus, daß die funktionellen Variationen vererbt werden, wenigstens in geringem Maße. Siehe darüber Kap. IV, I.

Nimmt man den Weismannschen Standpunkt ein, so kann das von Weismann (1894, S. 13) kurz skizzierte, von Baldwin (1896) und Lloyd Morgan weiter ausgeführte und von Osborn (1897) und Gu-llick (1905, S. 62) befürwortete Prinzip der organischen Selektion (organic selection) herangezogen werden, welches besagt, daß eine selektionswertige Eigenschaft (z. B. ein Muskel von bestimmter Leistungsfähigkeit oder eine stark verhornte Fußsohle) von einem Teil der Individuen einer Art somatogen durch Gebrauch bzw. Reizwirkung erworben, bei den übrigen als blastogene Keimesvariation entstanden sein kann. Nur in dem letzteren Falle geht sie auf die Nachkommen über, und die Folge wird sein, daß im Laufe der Generationen der Prozentsatz der Individuen, bei denen die betreffende Eigenschaft blastogenen Ursprungs ist, immer größer wird und schließlich dominiert. Dann kann es den Anschein erwecken, als ob ein individuell durch Gebrauch erworbener Charakter erblich geworden ist, während in Wahrheit nur eine blastogene Eigenschaft zur Herrschaft gelangt ist, d. h. bei allen Individuen angetroffen wird. Osborn (1897, S. 946) drückt diesen Gedankengang mit folgenden Worten aus: »Die Hypothese, wie sie mir erscheint, ist, kurz gesagt, daß die ontogenetische Anpassung sehr intensiv wirkt, sie ermöglicht Tieren und Pflanzen sehr kritische Wechsel in ihrer Umgebung zu überleben. Auf diese Weise werden alle Individuen einer Rasse ähnlich modifiziert während so langer Zeit-perioden, daß kongenitale Variationen, welche zufällig mit ontogenetischen adaptiven Modifikationen zusammenfallen, gesammelt werden und in phylogenetische übergehen. Daraus resultiert eine anscheinende, aber nicht wirkliche Übertragung erworbener Eigenschaften.« Lloyd Morgan schreibt: »Eine Anpassung als solche wird nicht vererbt, aber sie ist die Bedingung, unter welcher kongenitale Variationen begünstigt werden und Zeit erhalten, sich des Organismus zu bemächtigen und so

in den Stand gesetzt werden, allmählich das Niveau vollständiger Anpassung zu erreichen.«

Baldwin<sup>1</sup> soll dieses Prinzip zuerst entwickelt haben in der ersten Auflage seines mir nicht zugängigen Buches: Mental Development in the Child and the Race (1895). Später (1896) hat er eine ausführliche Übersicht über die Wirkungsweise desselben gegeben. Er hält (S. 552) die organische Selektion für »ein allgemeines Entwicklungsprinzip, welches einen direkten Ersatz für den Lamarckschen Faktor in den meisten, wenn nicht allen Beispielen bietet.« Der Gebrauch des Wortes ‚organisch‘ in der Bezeichnung wurde der Tatsache entlehnt, daß der Organismus selbst mitwirkt bei der Bildung der Anpassungen, welche zustande kommen, und auch der Tatsache, daß als Resultat der Organismus selbst ausgelesen wird; denn diejenigen Organismen, welche sich die Anpassungen nicht sichern, gehen zugrunde nach dem Prinzip der natürlichen Zuchtwahl.« Mir scheint diese Bezeichnung nicht glücklich gewählt zu sein. Jede Selektion ist organisch, d. h. bezieht sich auf Organismen und operiert mit den in ihnen tätigen Kräften. Ich habe daher dieses Prinzip in der ersten Auflage (1900) dieses Buches »coincidentierende Selektion« genannt, eine Bezeichnung, welche auch Gulick (1905, S. 61) anwendet, weil das Charakteristische desselben in dem Koinzidieren der blastogenen und der individuell erworbenen Eigenschaften besteht. Aus demselben Grunde befürwortete schon vor mir Tayler (1890, S. 122) die Bezeichnung »coincident variability«. Obwohl der Gedankengang vollständig logisch ist, scheint mir die Bedeutung dieses Prinzips doch weit überschätzt worden zu sein. Die neu erscheinenden blastogenen Variationen treten fast immer nur vereinzelt bei wenigen Individuen auf, und es sind zwei Fälle denkbar, je nachdem sie einen kleinen oder großen Fortschritt bedeuten. Im ersten Falle können derartige kleine Vervollkommenungen, wenn der Kampf ums Dasein sie verlangt, und wenn sie überhaupt durch intensive Übung zu erlangen sind, von sämtlichen Individuen, mit Ausnahme einiger krankhafter Exemplare, durch Gebrauch erworben werden und veranlassen

<sup>1</sup> R. M. Pierce macht in Science, N. S. Vol. 5, 1897, S. 844, 845 darauf aufmerksam, daß sich derselbe Gedankengang schon bei H. Spencer, Principles of Biology, Vol. 1 S. 454 findet.

dann natürlich keine Auslese mehr. Eine solche ist nur möglich, wenn bloß ein Teil der Tiere sich die betreffende Eigenschaft durch Übung anzueignen vermag, während ein anderer Teil hierzu nicht befähigt ist und dann ausgemerzt wird. Die weitere Folge wird sein, daß die Majorität der Individuen mit der erworbenen Variation sich kreuzt mit der Minorität der blastogenen Varianten, was in  $F_1$  ein bestimmtes Zahlenverhältnis beider Sorten ergeben wird, und zwar werden die blastogenen Varianten, selbst wenn sie dominant sind, zunächst in  $F_1$  noch sehr in der Minderzahl sein. Dieses Verhältnis bleibt nach dem Hardyschen Satz (vgl. Vbgsl. S. 445) bei den nächsten Generationen solange bestehen, bis dieselbe Mutation wiederum bei einigen Individuen auftritt und so die Zahl der blastogenen Varianten vermehrt, bis sie nach wiederholten Mutationsperioden schließlich in der Überzahl sind. Aber es ist klar, daß es für die Art gleichgültig ist, ob sie auf Grund einer individuellen Anpassung oder einer ererbten Eigenschaft sich zu halten vermag, und ebenso leuchtet ein, daß dieses Prinzip nur soweit reicht wie die individuelle Anpassung, welcher bekanntlich oft sehr enge Grenzen von der Natur gezogen sind. Man kann aber als Anhänger Weismanns unmöglich behaupten, daß es als »ein allgemeines Entwicklungsgesetz einen direkten Ersatz für den Lamarckschen Faktor in den meisten Fällen« zu bieten vermöge. Der letztere summiert sich nach der Theorie im Laufe der Zeit zu höchst beträchtlichen Wirkungen, erzeugt große Knochenkämme, Flugorgane u. dgl., während nach Weismannscher Auffassung die individuelle Anpassung in jeder Generation von demselben Niveau ausgeht. Die koinzidierende Selektion arbeitet also viel langsamer als das Lamarcksche Prinzip und gewährt nur einer vereinzelt auftretenden blastogenen Variation eine gewisse Zeit zur Ausbreitung innerhalb der Art. Setzen wir den zweiten Fall, daß die blastogene Variation einen solchen Vorteil gewährt, daß er durch bloße Übung kaum oder nur von sehr wenigen Artgenossen erworben werden kann, so erfolgt eine Auslese: die Majorität der somatogenen Varianten bleibt minderwertig und geht zugrunde, und die Minorität der blastogenen bleibt erhalten; mit andern Worten, es kommt überhaupt nicht oder höchstens in ganz untergeordneter Weise zu einer »koinzidierenden« Auslese blastogener und somatogener Varianten, sondern nur zu einer

gewöhnlichen Selektion von Individuen mit bestimmten angeborenen Charakteren.

f) Das Prinzip der Orthogenese, d. h. eine durch äußere Faktoren hervorgerufene, somatogene oder blastogene Variationsrichtung wird durch Generationen hindurch beibehalten und führt zu einer allmählichen Vervollkommenung der Variation, wenn die Ursachen derselben andauern, wobei im Sinne Lamarcks die Erblichkeit der somatogenen Abänderungen vorausgesetzt wird. Ich gehe auf dieses, wie mir scheint, sehr wichtige Prinzip, welches zwar keineswegs neu ist, sich aber in den letzten zwei Jahrzehnten viele Anhänger erworben hat, erst später (Kap. IV, II, A) näher ein. Hier sei nur hervorgehoben, welche große Bedeutung es besitzt, um Anfangsstadien von Organen progressiv bis zur Höhe des Selektionswerts umzugestalten, denn das für die Orthogenese charakteristische Moment ist, daß mit der Dauer der bewirkenden Ursache, also des Reizes, im Laufe von Generationen der Effekt sich allmählich steigert. Die Orthogenese basiert also auf dem Prinzip der zeitlich gesteigerten Reizwirkung und zwar gilt dasselbe für blastogene wie für somatogene Merkmale. (Naheres in Kap. IV, Variabilität, A). Um ein Beispiel anzuführen, so erkläre ich mir die Entstehung der Barten der Bartenwale durch irgend einen der äußeren Faktoren, die mit dem Wasserleben verbunden sind. Vielleicht war es der direkte Reiz des Wassers auf die Gaumenschleimhaut, denn wir kennen auch andre Wassertiere mit Hornplatten statt der Zahne (*Siren lacertina*, Sirenen, Schildkröten, *Ornithorhynchus*). Anfangs hatten die Barten wohl ohne Zweifel wegen ihrer geringen Größe keinen Selektionswert, wurden aber mit der Zeit durch Orthogenese größer und größer. Nehmen wir an, daß die Mysticeten ursprünglich Fischfresser waren, als sie noch Zahne besaßen, so kann man sich vorstellen, daß die Barten von einer gewissen Länge an von Vorteil waren, um die Fische festzuhalten, indem die Zunge dieselben gegen die rauen unteren Kanten der Barten andrückte, ehe sie heruntergeschluckt wurden. Die Barten wurden von nun an durch Selektion weitergezüchtet, womit natürlich nicht gesagt ist, daß damit die akkumulative Wirkung des betreffenden äußeren Faktors fortfiel. Weil die Barten die Funktion der Zahne, d. h. das Festhalten der Fische, übernahmen, konnten jene selbst sich

rückbilden. Indem schließlich die Barten eine ansehnliche Größe erreichten und am freien Ende faserig wurden, begannen sie als Seiheapparat zu funktionieren und veranlaßten so allmählich eine Änderung der Ernährungsweise. Hiermit war ein solcher Vorteil verbunden, daß durch Zuchtwahl eine immer weiter fortschreitende Ausbildung der Barten stattfand. Viele andre Organe sind vermutlich orthogenetisch auf die Höhe eines Selektionswerts, ja sogar unter Umständen über diese hinaus (exzessive Organe, vgl. Kap. IV, II, C 2), gehoben worden; ich beschränke mich jedoch darauf, auf die Milchdrüsen der Säuger hinzuweisen, deren Entstehung bei den Vorfahren der rezenten Mammalia ich mir durch den Reiz erkläre, welchen die Eier beim Brüten auf die Haut ausübten. Es ist klar, daß das Sekret dieser Drüsen anfangs so spärlich geflossen sein muß, daß es die Ernährung der Jungen nicht erheblich beeinflussen und daher auch nicht Selektionswert besitzen konnte. Hing aber der bewirkende Reiz mit dem Brutgeschäft zusammen und wiederholte sich von Generation zu Generation, so konnten die Drüsen allmählich vitale Bedeutung erlangen. Von diesem Moment an übernahm die Selektion ihre weitere progressive Entwicklung. Hält man es für wahrscheinlicher, daß die Milchdrüsen durch korrelativen, von den Genitalien ausgehenden Reiz hervorgerufen wurden, so würden sie unter die Rubrik a) (S. 132) fallen. In beiden Fällen ist natürlich die Voraussetzung, daß die kleinen individuell durch den Reiz erzielten Fortschritte wenigstens teilweise auf die Nachkommen übergehen.

Gegen eine Orthogenesis in dem hier vertretenen Sinne lassen sich zwei Einwände machen. Erstens könnte es als fraglich hingestellt werden, daß mit der Dauer eines Reizes sich auch seine Wirkung von Generation zu Generation steigere. Hierauf ist zu erwidern, daß die Erfahrungen der Züchter eine solche Auffassung gerechtfertigt erscheinen lassen, indem, wie Darwin verschiedentlich betont, die Wirkungen der Domestikation sowohl in morphologischer Hinsicht als auch in bezug auf das Benehmen sich häufig erst im Laufe einiger Generationen ausprägen. So sagt er (Variieren, Bd. 2, S. 284): »Wir haben gute Beweise dafür, daß der Einfluß veränderter Bedingungen sich häuft, so daß zwei, drei oder mehr Generationen den neuen Bedingungen ausgesetzt werden müssen, bevor irgend eine Wirkung sichtbar wird.« Ferner wissen wir,

daß viele Gifte eine sich steigernde Wirkung ausuben, d. h. je häufiger sie einwirken, um so intensiver ist der hervorgebrachte Reiz, indem der Organismus sich nicht daran gewohnt, sondern immer empfänglicher dafür wird. Hierhin gehört z. B. das Karbol, welches zur Zeit der Herrschaft des Karbolsprays viele Chirurgen im Laufe der Zeit nierenkrank gemacht hat. Das Formol wird in der zoologischen Praxis als 1—4%ige Lösung gebraucht und in den ersten Monaten in der Regel ohne Beschwerde vertragen. Wird es aber sehr viel benutzt, so daß es durch die Haut oder die Lunge in den Körper gelangt, so führt es nach einiger Zeit zu Vergiftungsscheinungen, die sich meist als Hautekzeme oder kolikartige Magenbeschwerden äußern<sup>1</sup>. Manche Menschen vertragen Alkohol zuerst sehr gut, ist aber einmal die natürliche Widerstandskraft gelähmt, so können sie nichts mehr vertragen. Was für das Einzelleben gilt, trifft vermutlich auch für das Leben von Generationen zu, d. h. auch bei ihnen wird der Reizeffekt allmählich größer: andauernde günstige Ernährung wird z. B. die Körperflosse langsam von Generation zu Generation steigern, während umgekehrt das Auge mehr und mehr verkümmert, wenn die betreffende Art ein dunkles Wohngebiet (in Höhlen, unter der Erde, in der Tiefsee) aufsucht. So fand Kammerer (1909), daß *Alytes obstetricans* ♂ bei andauerndem Aufenthalt in 25—30° C außer andern Eigentümlichkeiten in F<sub>2</sub> Rauhigkeiten auf dem Daumenballen und in F<sub>3</sub> typische Brustschwielen bekamen (Fig. 95, 3, 4).

Es fragt sich nun, ob die Akkumulierung der Reizwirkung für somatische und für blastogene Merkmale gilt, und wie wir sie theoretisch erklären können.

a) Bezuglich der somatogenen Eigenschaften sind die Versuche mit dem Olm (*Proteus anguineus*) höchst lehrreich gewesen. Während diese Tiere in ihren unterirdischen Wohnstätten in den Flüssen der Karsthöhlen eine pigmentfreie Haut besitzen und nur infolge des durchschimmernden Blutes eine leichtrotliche Färbung haben, werden sie am Lichte braun und blauschwarz, ein Zeichen, daß der Pigmentmangel

<sup>1</sup> Es sei deshalb auf Grund eigener schmerzlicher Erfahrungen gewarnt vor starkem Gebrauch von Formol ohne Vorsichtsmaßregeln, als Benutzung von Pinzetten, Gummihandschuhen, geschlossenen Gefäßen und gehörigem Luftdurchzug. Vgl. Brunntaler, Zool Anz 41, 1913, S. 374

nicht erblich geworden ist, sondern es kommt nur die an sich vorhandene Fähigkeit zur Pigmentbildung infolge des fehlenden Lichtreizes nicht zur Entfaltung. Hält man einen gewöhnlichen Salamander im Dunkeln, so wird er sicherlich nicht während seines Lebens farblos. Man darf also annehmen, daß die Rückbildung des Pigments beim Olim im Laufe vieler Generationen orthogenetisch erfolgte, indem der Lichtmangel eine progressive Wirkung auf die Haut ausübte. Diese Wirkung erstreckte sich aber nicht auf das Keimplasma, wurde also nicht erblich, denn in diesem Falle müßte die Farblosigkeit auch im Lichte bestehen bleiben. Es liegt hier vielmehr ein Fall von Scheinvererbung aus jener Kategorie vor, welche ich in der »Vererbungslehre« S. 63 als »Nachwirkung des ursprünglichen Zustandes« bezeichnet habe. Noch interessanter ist es, daß auch das rudimentäre Auge des *Proteus* nach den schönen Untersuchungen von Kammerer (1912) in derselben Weise aufgefaßt werden muß. Unter normalen Verhältnissen bleibt es auf dem Stadium der sekundären Augenblase stehen, und die zuerst angelegte Linse verschwindet wieder. Setzt man aber ganz junge, fast neugeborene Olme andauernd dem Tageslichte aus (unterbrochen durch Perioden roter künstlicher Beleuchtung, um eine zu starke Pigmentierung der Haut zu verhindern) so wächst das Auge auf die vierfache Größe heran (Fig. 41), erhält eine große Linse und fast alle übrigen Elemente, (Sklera, Kornea, Iris mit Pupille, Retina mit Stäbchen und Zapfen), während die Haut vor ihm sehr dünn wird. »Das embryonale Dunkelauge ist ein wohlausgebildetes larvales Lichtauge geworden«, welches sogar regenerationsfähig ist. Der rudimentäre Zustand des Auges ist also kein erblicher, denn er kann jederzeit durch Lichtreize wieder aufgehoben werden. Er beruht auf ontogenetischer Hemmung, dabei aber ist es sicher, daß diese nur im Laufe von Generationen durch orthogenetische Wirkung der Finsternis zu solcher Intensität gesteigert sein kann.

Zur Erklärung dieser Steigerung nichterblicher Eigenschaften nehme ich folgendes an. Der Reiz, welcher in einer Generation *A* eine bestimmte lokale Veränderung hervorgerufen hat (in diesem Falle eine geringe Rückbildung des Auges oder Hautpigments), beeinflußt auch die ganze zytoplasmatische Konstitution von *A*, was zur Folge hat, daß die nächste Generation *B* eine gesteigerte Empfänglichkeit für den Reiz hat und daher

bei Fortdauer desselben in stärkerem Maße beeinflußt wird als A. So erfolgt eine progressive Veränderung in bestimmter Richtung, was als Orthogenese bezeichnet wird.

In dem Kapitel über die Vererbung erworbener Eigenschaften komme ich auf diese Hypothese einer progressiven zytoplasmatischen Umstimmung noch einmal zurück.

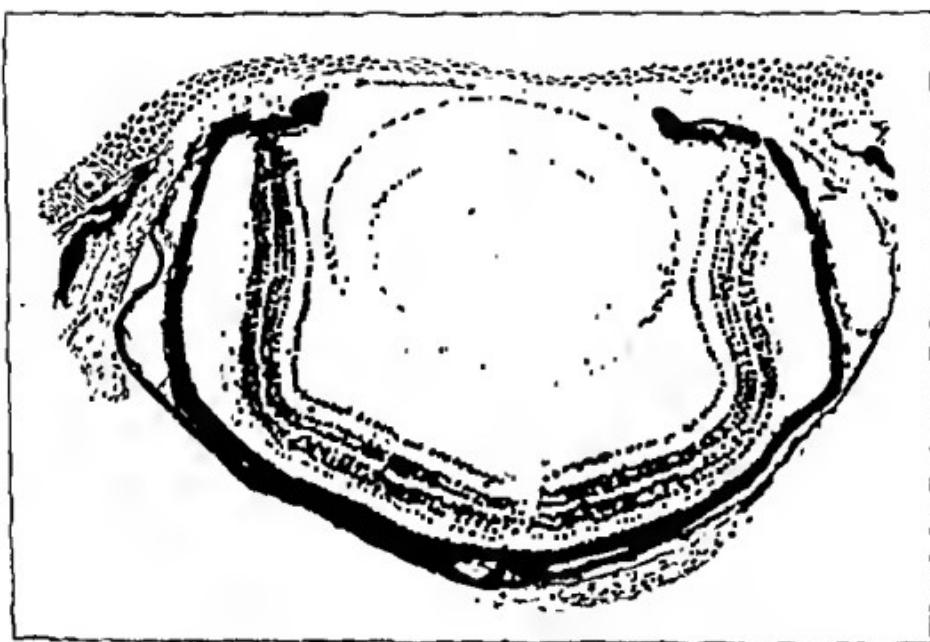


Fig. 41. Meridionalschnitt durch das Auge eines am Tageslicht abwechselnd mit roter Beleuchtung gehaltenen Ohrs. Dasselbe entspricht fast völlig einem normalen Amphibienauge. Die Kornea ist durch Schrumpfung des Präparats eingesunken.

Nach Kammerer 1912.

b) Bezuglich der Steigerung blastogener Eigenschaften ist der von Nillson-Ehle erbrachte Nachweis von großer Bedeutung, daß es »gleichsinnige« Erbeinheiten gibt, welche sich in ihrer Wirkung addieren. Wir kennen solche »homomere« Faktoren für morphologische Verhältnisse (Farbtöne, Größe, Zahlen) und für physiologische Variationen (Frühreife, Spätreife, Winterfestigkeit u. dgl.). Sie sind von der größten Bedeutung für das Verständnis der verschiedenartigsten Variationserscheinungen: Entstehung kontinuierlicher Reihen aus diskonti-

nuierlichen Erbeinheiten, Steigerung durch Selektion, sprungartiges Überschreiten der Eltern u. a., wie ich in Vbgl. § 28, 29 näher ausgeführt habe. Es sind dort auch die Gründe angegeben, welche dafür sprechen, daß diese homomeren Faktoren aus einander hervorgehen durch äußere Reize. Zuerst ist nur der Faktor  $A$  vorhanden, dieser spaltet  $A'$  ab, dieser (oder auch  $A$ ) darauf  $A''$  usw., wodurch das Merkmal eine immer intensivere Ausprägung erlangt.

---

Zweitens kann gegen das Prinzip der Orthogenese eingewandt werden, und zwar auch gegen die sub a) erwähnte Wirkung der Korrelationen, wenn einmal ein derartiges progressives Prinzip anerkannt werde, so sei es inkonsequent, diesem nur die Anfangsstufen, die weitere Vervollkommenung der betreffenden Organe aber der Selektion zuzuschreiben. Wenn das Seewasser die Barten hervorrief und bis zu geringer Höhe ausbildete, warum konnte seine kumulative Wirkung dann nicht ad infinitum sich fortsetzen? Die Antwort lautet, weil die Natur es so eingerichtet hat, daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen. Der Organismus gewöhnt sich schließlich an dauernde Reize und Zytoplasma wie Erbfaktoren reagieren dann nicht mehr darauf. Die Gesäßschwielen vieler Affen sind ohne Zweifel durch das Niedersitzen hervorgerufen worden, wenigstens ist dies die nächstliegende Erklärung, und es ist nicht einzusehen, warum nicht simplex sigillum veri sein sollte. Aber diese Schwielen konnten auf diese Weise nur bis zu einem bestimmten, von Art zu Art wechselnden Grade ausgebildet werden. War dieses »funktionelle« Maximum erreicht, so konnte nur durch Selektion eine weitere Steigerung veranlaßt werden, denn die individuelle Variabilität umfaßt ein viel größeres Gebiet als die bestimmte (s. Einleitung, S. 7). Hat sich die Majorität der Artgenossen an einen Reiz gewöhnt, so gibt es immer noch einzelne Individuen, welche auf Grund feinerer Empfindlichkeit oder infolge spontaner Variabilität die nächsthöhere Stufe der Abänderung aufweisen. Ebenso mußte in allen ähnlichen Fällen die Reizwirkung nach einer gewissen Anzahl von Generationen erloschen; war inzwischen das Organ selektionswertig geworden, so konnte es sich weiter entwickeln, wenn nicht, so blieb es auf der einmal erreichten Stufe stehen.

Nicht stichhaltig scheint mir ein anderer Einwand zu sein, welchen Gunther (1904, S. 334) erhoben hat. Er fragt, wenn die Wale und Büffel durch Wasserwirkung ihr Haarkleid verloren haben, warum nicht auch Fischotter, Biber und Seehund. Die Antwort ergibt sich von selbst: weil Orthogenese nur dann akkumulierend wirken kann, wenn die betreffende Art auf den Reiz überhaupt reagiert. Warum bei jenen drei Arten diese Reaktion ausgeblieben oder in einer ganz andern Form aufgetreten ist, entzieht sich der Beurteilung. Dadurch wird aber nicht die Auffassung zurückgewiesen, daß, wenn eine Reizwirkung erfolgt, sich diese im Laufe der Generationen bis zu einem gewissen Maximum steigern kann, wodurch eine anfangs indifferente Eigenschaft unter Umständen die Stufe der Selektionswertigkeit zu erreichen vermag.

g) Für sprungweise, diskontinuierliche Variabilität und im Zusammenhang damit für sprungartige Evolution hat sich Bateson (1894) ausgesprochen auf Grund der Tatsache, daß häufig von einer Art zwei oder mehrere scharf getrennte Varietäten ohne Zwischenformen gefunden werden. Er sieht hierin ein allgemeines Naturgesetz, welches die Artbildung beherrscht, indem die sprungweise entstandenen Varietäten zu neuen Spezies werden. Er gelangt damit im wesentlichen zu denselben Anschauungen, welche Kölliker (1864) in seiner Theorie der heterogenen Zeugung ausgesprochen hat und für die unter andern auch die Botaniker Hofmeister und Wigand und der Philosoph E. v. Hartmann (1875, S. 41) eingetreten sind. Falls diese Ansichten richtig wären, so würde damit die Schwierigkeit der Anfangsstufen vieler nützlicher Organe beseitigt sein; man könnte dann annehmen, daß sie sofort in der für die Selektion erforderlichen Größe oder Kompliziertheit aufgetreten seien. Jedem Darwinisten wird diese Auffassung zunächst sympathisch sein, aber sie bedarf einer sehr grundlichen Prüfung um so mehr, als Darwin die sprungartigen auffallenden Variationen sehr wohl kannte, aber ihnen keine nennenswerte Rolle bei der natürlichen Artbildung zugestehen konnte.

I. Begriff und Kennzeichen der diskontinuierlichen Variabilität. Es ist schon wiederholt (s. oben S. 90 und Delage, 1903, S. 288) betont worden, daß jede Variabilität streng genommen diskontinuierlich ist, weil jede Variation eine kleinere oder größere Abweichung

nuierlichen Erbeinheiten, Steigerung durch Selektion, sprungartiges Über-schreiten der Eltern u. a., wie ich in Vbgl. § 28, 29 näher ausgeführt habe. Es sind dort auch die Gründe angegeben, welche dafür sprechen, daß diese homomeren Faktoren aus einander hervorgehen durch äußere Reize. Zu-erst ist nur der Faktor *A* vorhanden, dieser spaltet *A'* ab, dieser (oder auch *A*) darauf *A''* usw., wodurch das Merkmal eine immer intensivere Ausprägung erlangt.

---

Zweitens kann gegen das Prinzip der Orthogenese eingewandt werden, und zwar auch gegen die sub a) erwähnte Wirkung der Korrelationen, wenn einmal ein derartiges progressives Prinzip anerkannt werde, so sei es inkonsequent, diesem nur die Anfangsstufen, die weitere Vervoll-kommnung der betreffenden Organe aber der Selektion zuzuschreiben. Wenn das Seewasser die Barten hervorrief und bis zu geringer Höhe ausbildete, warum konnte seine kumulative Wirkung dann nicht ad infinitum sich fortsetzen? Die Antwort lautet, weil die Natur es so eingerichtet hat, daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen. Der Organismus gewöhnt sich schließlich an dauernde Reize und Zytosplasma wie Erbfaktoren reagieren dann nicht mehr darauf. Die Gesäßschwielen vieler Affen sind ohne Zweifel durch das Niedersitzen hervorgerufen worden, wenigstens ist dies die nächstliegende Erklärung, und es ist nicht einzusehen, warum nicht simplex sigillum veri sein sollte. Aber diese Schwielen konnten auf diese Weise nur bis zu einem bestimmten, von Art zu Art wechselnden Grade ausgebildet werden. War dieses »funktionelle« Maximum erreicht, so konnte nur durch Selektion eine weitere Steigerung veranlaßt werden, denn die individuelle Variabilität umfaßt ein viel größeres Gebiet als die bestimmte (s. Einleitung, S. 7). Hat sich die Majorität der Artgenossen an einen Reiz gewöhnt, so gibt es immer noch einzelne Individuen, welche auf Grund feinerer Empfindlichkeit oder infolge spontaner Variabilität die nächsthöhere Stufe der Abänderung aufweisen. Ebenso mußte in allen ähnlichen Fällen die Reizwirkung nach einer gewissen Anzahl von Generationen erloschen; war inzwischen das Organ selektionswertig geworden, so konnte es sich weiter entwickeln, wenn nicht, so blieb es auf der einmal erreichten Stufe stehen.

derselben Art, und dann fragt es sich, ob sie sich zu einer kontinuierlichen Reihe anordnen lassen, oder ob jede eine kleinere oder größere Abweichung sui generis ist. Als Unterscheidungsmerkmal gilt alsdann das Vorhandensein bzw. Fehlen von Übergängen. Dieses Kriterium ist in logischer Hinsicht scharf, praktisch aber haften ihm gewisse Mangel an; erstens kann das vorliegende Material unvollständig sein und die in der Natur vorkommenden Zwischenstufen nicht erkennen



Fig. 43. *Ibis aethiopica* (Lath.) mit nacktem schwarzem Hals und Kopf.

lassen. Wie ich in einer früher erschienenen Arbeit (Plate, 1907) gezeigt habe, verändern sich die *Cerion*-Landschnecken (Fig. 42) auf der Bahamainsel New Providence ganz gesetzmäßig von West nach Ost. Die Westformen sind stark gerippt und weiß, die Ostformen schwach gerippt bis fast glatt und pigmentiert. Wer an vielen Fundplätzen gehörig sammelt, wird die denkbar vollständigste Serie von Übergängen zwischen beiden Extremen zusammenstellen können als ein schönes Beispiel kontinuierlicher Variabilität; wer nur zwei oder drei Orte aufsucht, wird ebenso schlagend für Diskontinuität eintreten, da an jeder Fundstelle die Schalen einen im wesentlichen einheitlichen Charakter zeigen. Dieselbe Erscheinung wird, wenn auch nicht stets mit solcher

von dem bisherigen Zustand darstellt und durch eine Lücke von ihm getrennt ist. Zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variabilität gibt es daher keine scharfe Grenze<sup>1</sup>, und wenn nur eine Variation geringen Grades vorliegt, so lässt sich überhaupt nicht entscheiden, ob

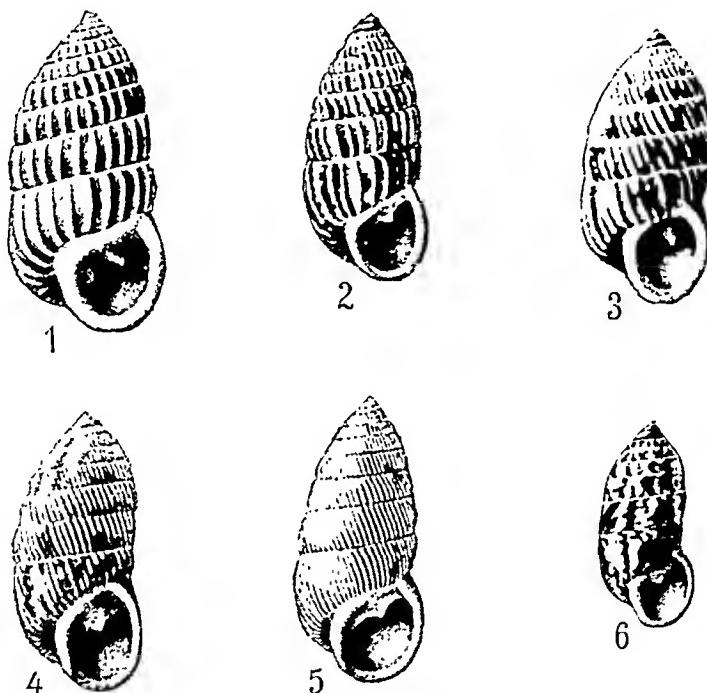


Fig. 42. Westöstliche Formenkette von *Cerion glans* Küster. Nr. 1—4 von der Nordküste von New Providence, Bahamas; Nr. 5 ebenda, Südküste; Nr. 6 von der noch weiter östlich gelegenen Insel Eleuthera. 1. *C. g. typicum*, 2. *C. g. varium*, 3, 4, 5, *C. g. agrestinum*, 6 *C. laeve*. (Original, etwas vergrößert.)

man sie als kontinuierlich oder diskontinuierlich anzusehen hat. Nicht selten beobachtet man jedoch eine Anzahl ähnlicher Variationen bei

<sup>1</sup> Mit Lotsy (1906, S. 248) kann man drei Formen von diskontinuierlichen Mutationen unterscheiden:

- a) Sprungvariationen, wenn die Abänderungen erheblich sind;
- b) Schrittvariationen, wenn sie unbedeutend sind; hierhin gehört die Mehrzahl der Mutationen;
- c) Meristische Variationen (Bateson), wenn multiple Organe in ihren Zahlenverhältnissen schritt- oder sprungartig abändern. Kommt bei einer Schlange zu 200 Wirbeln einer hinzu, so ist dies eine unbedeutende Variation, während ein sechster Finger bei einem Säugetier als Sprung erscheint.

Daraus ergeben sich dann für die Systematik große Schwierigkeiten. Clessin hält z. B. *Anodonta piscinalis* nur für eine var. der *cygnea* L., weil alle Übergänge von ihm gefunden sind, und ebenso faßt sie Buchner nach den in Württemberg gemachten Beobachtungen für eine Kummerform der *cygnea* auf. Dagegen beobachteten Merckel und Franz (Nachrichtsbl. d. deutsch. malakozool. Ges., 1907, S. 64ff.) beide Formen in denselben schlesischen Teichen und Flüssen diskontinuierlich nebeneinander. Goldfuß betrachtete *Limnaea ampla* als eine durch fließendes Wasser hervorgerufene Abänderung der *L. auricularia*, während Clessin und Franz beide Arten in demselben Teich ohne Übergange vorsanden. W. O. Focke, ein sehr gewissenhafter Botaniker, schreibt (1907, S. 84): »Die Tatsache, daß eine bestimmte Pflanzenform in der einen Gegend als besondere Art, in der andern als unbeständige Varietät oder Hybride auftritt, scheint ungemein häufig vorzukommen«, und erwähnt als Beispiel, daß *Capsella bursa pastoris* und *C. rubella* des nördlichen Mittelmeergebiets nicht durch Übergänge verbunden sind, während bei uns eine Varietät der *C. b. pastoris* vorkommt, die von *rubella* nicht zu unterscheiden ist, aber durch manche Zwischenformen mit der Stammform verknüpft ist.

Drittens kann die Variabilität einer Art zwar gegenwärtig diskontinuierlich sein, aber daraus folgt nicht, daß sie auch in dieser Form ursprünglich aufgetreten ist. Sie kann zuerst kontinuierlich gewesen und durch Aussterben der Übergänge diskontinuierlich geworden sein. Jede Evolution führt schließlich zu Diskontinuität, indem die Gegensätze größer und größer werden; dies wird von jedem Anhänger der Abstammungslehre zugegeben. Fraglich aber ist, ob in vielen Fällen die Variationen bei ihrem ersten Auftreten scharf getrennt und ohne Übergänge sind, oder ob dieser Zustand erst allmählich erreicht wird. Die Fühler der Ameisen- oder Fühler-Käfer (Paussiden) zeigen eine erstaunliche Verschiedenartigkeit in der Form und in der Zahl der Glieder, welche elf, zehn, sieben, sechs und zwei sein kann. Es hängt dies damit zusammen, daß die Ameisen ihre Gäste an diesen Organen transportieren, und daß sie ferner Drüsen umschließen, deren Sekret von den Wirten abgeleckt wird. Wenn nun Wasmann (1906, S. 379) aus dieser Verschiedenartigkeit und aus dem Fehlen von Übergangsformen schließt,

Schärfe, immer und immer wieder beobachtet. Daraus folgt, daß der Beweis einer diskontinuierlichen Variabilität nicht leicht zu führen ist, denn er setzt ein sehr großes Material von vielen Hunderten von Exemplaren und von mehreren Lokalitäten voraus. Sind nur zwanzig, dreißig Individuen vorhanden, so ist ein sicherer Schluß überhaupt nicht möglich.

Ich führe hier noch ein andres Beispiel an. Die Siebenbürgischen Nackthalshühner mit ihrem federlosen roten Hals sind wohl sicher sprungartig durch eine plötzliche Mutation entstanden. Man könnte daher glauben, daß dieselbe Annahme auch für die *Ibis aethiopica* (Fig. 43) mit ihrem nackten schwarzen Hals zutreffen müßte. Dieser Schluß wäre falsch, denn es zeigt sich bei Berücksichtigung aller *Ibis*-Arten, daß es viele Übergänge gibt zwischen der am Halse vollbefiederten Gattung *Plegadis* (z. B. *falcinellus*, *rubra*, welche nur um das Auge herum etwas nackt sind) und jener Art. In der Sammlung des Senckenbergischen Museums in Frankfurt a/M. konnte ich folgende Reihe feststellen:

- a) *Ibis carunculata* (Rüpp.) Abessinien. Kopf (auch um das Auge herum) überall dicht befiedert. Hinterkopffedern verlängert.
- b) *Ibis cristata* (Bodd.) Madagaskar. Kopf und Hals befiedert, Hinterkopffedern verlängert, um das Auge herum ein nackter Ring.
- c) *Ibis nippon* (Temm.) Japan. Hinterkopffedern verlängert, Hals und Kehle befiedert, hingegen Scheitel und Wangen nackt.
- d) *Ibis comata* (Ehr.) Abessinien. Hinterkopffedern verlängert, der übrige Kopf und die Kehle nackt. Hals befiedert.
- e) *Ibis spinicollis* (James). Kopf und Kehle nackt und schwarz. Der nackte schwarze Streif steigt auch noch etwas auf die Ventralseite des Halses herab.
- f) *Ibis calva* (Bodd.) Kap der guten Hoffnung. Kopf und oberes Drittel des Halses ganz nackt.
- g) *Ibis molucca* (Cuv.) = *strictipennis* (GouId). Der ganze Kopf und das obere Drittel des Halses nackt und schwarz gefärbt.
- h) *Ibis aethiopica* (Lath.) Nil. Der ganze Kopf und Hals nackt und schwarz.

Diese Reihe macht es höchst wahrscheinlich, daß der nackte Hals der letztgenannten Art nicht sprungartig, sondern allmählich entstanden ist.

Zweitens können zwei Variationen an dem einen Fundorte kontinuierlich durch Übergänge verbunden sein, während sie an einem andern sich als scharf getrennte Formen gegenüberstehen.

Daraus ergeben sich dann für die Systematik große Schwierigkeiten. Clessin hält z. B. *Anodonta piscinalis* nur für eine var. der *cygnea* L., weil alle Übergänge von ihm gefunden sind, und ebenso faßt sie Buchner nach den in Württemberg gemachten Beobachtungen für eine Kümmerform der *cygnea* auf. Dagegen beobachteten Merckel und Franz (Nachrichtsbl. d. deutsch. malakozool. Ges., 1907, S. 64ff.) beide Formen in denselben schlesischen Teichen und Flüssen diskontinuierlich nebeneinander. Goldfuß betrachtete *Limnaea ampla* als eine durch fließendes Wasser hervorgerufene Abänderung der *L. auricularia*, während Clessin und Franz beide Arten in demselben Teich ohne Übergänge vorhanden. W. O. Focke, ein sehr gewissenhafter Botaniker, schreibt (1907, S. 84): »Die Tatsache, daß eine bestimmte Pflanzenform in der einen Gegend als besondere Art, in der andern als unbeständige Varietät oder Hybride auftritt, scheint ungemein häufig vorzukommen«, und erwähnt als Beispiel, daß *Capsella bursa pastoris* und *C. rubella* des nördlichen Mittelmeergebiets nicht durch Übergänge verbunden sind, während bei uns eine Varietät der *C. b. pastoris* vorkommt, die von *rubella* nicht zu unterscheiden ist, aber durch manche Zwischenformen mit der Stammform verknüpft ist.

Drittens kann die Variabilität einer Art zwar gegenwärtig diskontinuierlich sein, aber daraus folgt nicht, daß sie auch in dieser Form ursprünglich aufgetreten ist. Sie kann zuerst kontinuierlich gewesen und durch Aussterben der Übergänge diskontinuierlich geworden sein. Jede Evolution führt schließlich zu Diskontinuität, indem die Gegensätze größer und größer werden; dies wird von jedem Anhänger der Abstammungslehre zugegeben. Fraglich aber ist, ob in vielen Fällen die Variationen bei ihrem ersten Auftreten scharf getrennt und ohne Übergänge sind, oder ob dieser Zustand erst allmählich erreicht wird. Die Fühler der Ameisen- oder Fühler-Käfer (Paussiden) zeigen eine erstaunliche Verschiedenartigkeit in der Form und in der Zahl der Glieder, welche elf, zehn, sieben, sechs und zwei sein kann. Es hängt dies damit zusammen, daß die Ameisen ihre Gäste an diesen Organen transportieren, und daß sie ferner häufig Drüsen umschließen, deren Sekret von den Wirten abgeleckt wird. Wenn nun Wasmann (1906, S. 379) aus dieser Verschiedenartigkeit und aus dem Fehlen von Übergangsformen schließt,

die Entwicklung der Fühler sei sprungartig und nicht allmählich erfolgt, so ist dieser Schluß nicht zwingend; jene Zwischenglieder können längst ausgestorben sein.

II. Verhältnis der diskontinuierlichen Variabilität zur sprungartigen Evolution. Aus dem Gesagten folgt, daß der Nachweis einer sprungartigen Evolution sehr schwer zu erbringen ist. Kontinuierliche Variabilität mit Übergängen und Zwischenformen wird überall beobachtet und gestattet nur den einen Schluß, daß die Artbildung sich in sehr vielen Fällen allmählich vollzieht. Zum Beweise, daß es von dieser Regel Ausnahmen gibt, genügt nicht, wie wir eben gesehen haben, die bloße Konstatierung einiger diskontinuierlicher Variationen in einer Sammlung von toten oder lebenden Artgenossen, sondern hierzu sind nur zwei Wege gangbar: die Beobachtung neu entstehender Formen und das Studium der Paläontologie.

I. Bezüglich der Entstehung neuer lebender Formen innerhalb einer genau bekannten Art liegen schon seit alters her viele Beobachtungen der Pflanzen- und Tierzüchter vor. Sie gesammelt, kritisch gesichtet und durch eigne wertvolle Erfahrungen vermehrt zu haben, ist das große Verdienst von H. de Vries. Seine »Mutanten«<sup>1</sup> sind derartige, vermutlich neue Variationen, welche plötzlich aufgetreten sind, und ihre theoretische Bedeutung wird später ausführlich dargelegt werden. Da auch von andern Forschern neuerdings eine beträchtliche Zahl solcher Mutationen beschrieben worden ist, so ergibt sich eins mit Sicherheit aus einem Vergleich derselben: sie sind zwar in seltenen Fällen auffallende Abweichungen (Albinismus, Melanismus, gefüllte Blüten usw. und zeigen gerade dann sehr oft einen monströsen und pathologischen Charakter), so daß man sie als »Sprungvariationen« bezeichnen kann; in den meisten Fällen aber bedeuten sie nur ganz geringfügige Abänderungen, welche durchaus nicht im Sinne einer sprungartigen Evolution zu verwerten sind. Es ist daher nicht richtig, wenn immer wieder (z. B. Wasmann, 1904, S. 218, 237; Groß, 1906, S. 546; Jensen, 1907, S. 37) die Mutationstheorie als eine neue Ausgabe der

<sup>1</sup> Die Mutanten der *Oenothera lamarckiana* nehmen eine Sonderstellung ein, da sie sehr wahrscheinlich ein Polyhybrid ist.

Köllikerschen Lehre von der heterogenen Zeugung bezeichnet wird. De Vries selbst hat diese Auffassung auch deutlich zurückgewiesen an verschiedenen Stellen seiner Werke, von denen ich nur eine hier zitiere. Er sagt (1901, S. 39) von der »Größe der Mutationen«: »Häufig findet man die spontanen Abänderungen als Sprungvariationen oder als sprungweise Variationen beschrieben. Diese Bezeichnung ist keine glückliche. Natura non facit saltus sagte bereits Linné. Was man anfangs für Sprünge ansieht, stellt sich bei eingehendem Studium als solche nicht heraus. Viel zweckmaßiger ist es noch, die einzelnen Übergänge als Stoße zu bezeichnen und von stoßweiser Variabilität zu sprechen. Die Stoße können ja ganz kleine Veränderungen herbeiführen, aber jeder Stoß bleibt eine Einheit.« Hierzu erlaube ich mir die Bemerkung, daß das Adjektiv »stoßweise« auf jede Variation paßt, nicht bloß auf die Mutationen. Sogar jede nichterbliche Abänderung bedeutet einen Stoß, d. h. einen wahrnehmbaren Unterschied. Also mit dieser de Vriesschen Bezeichnung ist nichts gewonnen, denn sie drückt nur etwas Selbstverständliches aus, und man sollte sie daher nicht brauchen, um eine besondere Klasse von Variationen zu kennzeichnen.

Wir konstatieren also, Sprungvariationen kommen vor, aber sie sind sehr selten, woraus folgt, daß ihnen eine generelle Bedeutung für die natürliche Artbildung nicht zukommen kann. Weiter unten gehe ich näher auf die Frage ein, welche Rolle sie in der Natur spielen. Außerordentlich verbreitet aber sind die kleinen erblichen Abänderungen, die Schrittmutationen, welche mit den von Darwin beständig erwähnten »steps« oder »slight variations« identisch sind und sich häufig zu Reihen anordnen lassen, und sie müssen daher in erster Linie das Material der Evolution sein. Wie unbedeutend solche erbliche Rassenunterschiede sein können, zeigt ein Blick auf die Fig. 19, welche erkennen läßt, daß die Mittelwerte der Biotypen von *Paramecium* zuweilen nur um etwa  $\frac{20}{1000}$  mm an Länge differieren. Ebenso fand Johannsen, daß die Biotypen von Bohnen im Durchschnittsgewicht der Samen oft nur um 20 cg voneinander abweichen. Ebenso stehen sich manche konstant züchtende Farbenrassen der Hausmaus so nahe, daß es großer Übung bedarf, um sie sicher zu unterscheiden (vgl. die Tafeln I, II der »Vererbungslehre«).

die Entwicklung der Fühler sei sprungartig und nicht allmählich erfolgt, so ist dieser Schluß nicht zwingend; jene Zwischenglieder können längst ausgestorben sein.

II. Verhältnis der diskontinuierlichen Variabilität zur sprungartigen Evolution. Aus dem Gesagten folgt, daß der Nachweis einer sprungartigen Evolution sehr schwer zu erbringen ist. Kontinuierliche Variabilität mit Übergängen und Zwischenformen wird überall beobachtet und gestattet nur den einen Schluß, daß die Artbildung sich in sehr vielen Fällen allmählich vollzieht. Zum Beweise, daß es von dieser Regel Ausnahmen gibt, genügt nicht, wie wir eben gesehen haben, die bloße Konstatierung einiger diskontinuierlicher Variationen in einer Sammlung von toten oder lebenden Artgenossen, sondern hierzu sind nur zwei Wege gangbar: die Beobachtung neu entstehender Formen und das Studium der Paläontologie.

I. Bezüglich der Entstehung neuer lebender Formen innerhalb einer genau bekannten Art liegen schon seit alters her viele Beobachtungen der Pflanzen- und Tierzüchter vor. Sie gesammelt, kritisch gesichtet und durch eigne wertvolle Erfahrungen vermehrt zu haben, ist das große Verdienst von H. de Vries. Seine »Mutanten«<sup>1</sup> sind derartige, vermutlich neue Variationen, welche plötzlich aufgetreten sind, und ihre theoretische Bedeutung wird später ausführlich dargelegt werden. Da auch von andern Forschern neuerdings eine beträchtliche Zahl solcher Mutationen beschrieben worden ist, so ergibt sich eins mit Sicherheit aus einem Vergleich derselben: sie sind zwar in seltenen Fällen auffallende Abweichungen (Albinismus, Melanismus, gefüllte Blüten usw. und zeigen gerade dann sehr oft einen monströsen und pathologischen Charakter), so daß man sie als »Sprungvariationen« bezeichnen kann; in den meisten Fällen aber bedeuten sie nur ganz geringfügige Abänderungen, welche durchaus nicht im Sinne einer sprungartigen Evolution zu verwerten sind. Es ist daher nicht richtig, wenn immer wieder (z. B. Wasmann, 1904, S. 218, 237; Groß, 1906, S. 546; Jensen, 1907, S. 37) die Mutationstheorie als eine neue Ausgabe der

<sup>1</sup> Die Mutanten der *Oenothera lamarckiana* nehmen eine Sonderstellung ein, da sie sehr wahrscheinlich ein Polyhybrid ist.

ඩොමුන්ස් මිල්ට්‍රෝම්

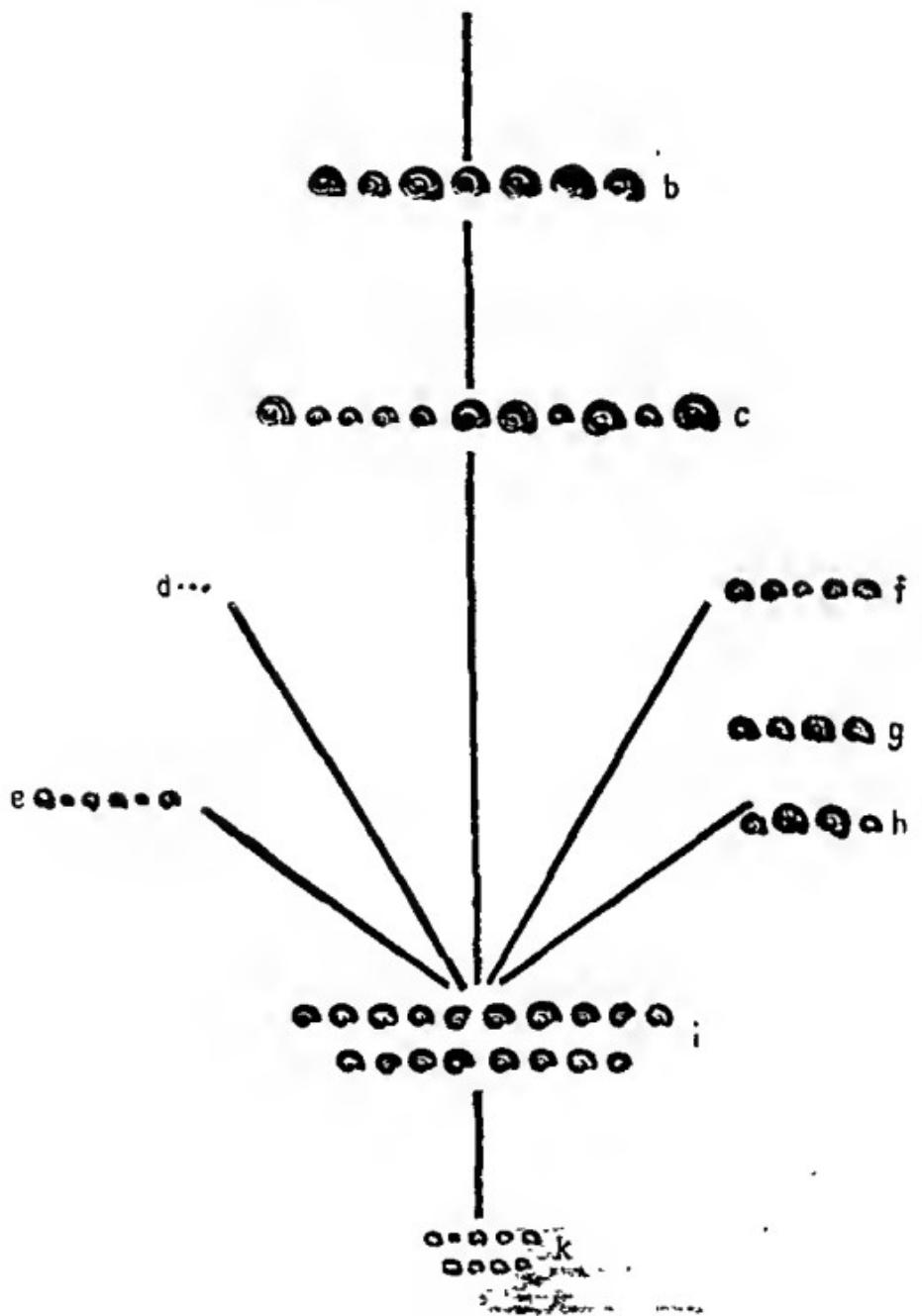


Fig. 43a. Formenreihe von *Planorbis multiformis* nach einem Präparat des phyletischen Museums in Jena.

2. Das Studium der Paläontologie kann auf unser Problem nur dann Licht werfen, wenn sehr reichliches Material und in einer solchen Form vorliegt, daß die Lückenlosigkeit desselben in der Hauptsache nicht bezweifelt zu werden braucht. Solche Serien sind selten, aber sie kommen doch vor und liefern dann den Hauptbeweis dafür, daß solche sprungartigen Variationen in der natürlichen Evolution keine Rolle spielen. Überall, wo wir fossile »Formenreihen« direkt in den über-einander liegenden Erdschichten antreffen, wie bei den von Neumayr (1875) untersuchten unterpliozänen Paludinen von Westslavonien und bei dem von Hilgendorf (1866, 1901) und Hyatt studierten *Planorbis multiformis* (Fig. 43a) von Steinheim, oder wo ein sehr großes Material den Stammbaum mit Sicherheit erkennen läßt, wie bei den Huftieren, finden wir ganz allmähliche Übergänge. Einer der besten Kenner der Ungulaten-Phylogenie, Scott (1894), hat sich sehr energisch gegen Bateson ausgesprochen. So schreibt er S. 359: »The mammalian phyla do not support this view of discontinuity in the origin of species and genera . . . we find that any mammalian series at all complete, such as that of the horses, is remarkably continuous and that the progress of discovery is steadily filling up what few gaps still remain. So closely do the successive stages follow upon one another, that it is sometimes extremely difficult to arrange them all in order and to distinguish clearly those members which belong in the main line of descent and those which represent incipient side-branches . . . In the case of intimately connected formations, which follow upon one another with little or no break . . . the progress of this normal is by almost imperceptible gradations.«

III. Ich führe hier zunächst einige Forscher an, welche meines Erachtens in unkritischer Weise für eine sprungartige Evolution eingetreten sind, indem sie sich den Beweis hierfür entweder zu leicht machten oder sogar nur vage Vermutungen vorzubringen wußten.

a) Am ausführlichsten hat Kölliker (1864, 1872, S. 26ff.) eine »Theorie der heterogenen Zeugung (Generatio heterogenea) oder der Entwicklung aus inneren Ursachen« vertreten, wobei er, wie der Zusatz erraten läßt, gleichzeitig ein Vervollkommungs-prinzip im Sinne Nägelis befürwortete. Auf diese Seite seiner An-

der Schöpfung der Organismen», so ist nur der Schluß auf eine allmähliche Evolution gestattet.

2. auf den Generationswechsel, von dem, als Kölliker seine Abhandlung niederschrieb (1872), fast nur solche Beispiele (Polypomedusen, Salpen, *Ascaris nigrovenosa*) bekannt waren, wo die aufeinander folgenden Generationen erheblich verschieden sind. Jetzt aber kennen wir zahlreiche Fälle, wo diese Unterschiede sehr gering sind, z. B. beim Saisondimorphismus vieler Schmetterlinge, Räderläuse (Fig. 84), Entomostaken und Peridineen, während ausgesprochenere Gegensätze der Generationen meist verbunden sind mit einem bedeutenden Wechsel in der Lebensweise (Übergang von sessiler zu freibeweglicher Lebensweise bei Polypomedusen, von unterirdischer zu oberirdischer Existenz bei der Reblaus, Wirtswechsel bei Parasiten) oder eine besondere Anpassung (Erhöhung der Vermehrungsziffer bei Salpen) darstellen. Intensive Änderungen der Lebensweise aber werden allmählich erworben, wie auch die Folgen des Klimawechsels erst nach und nach intensiver werden. Daher liegt die Annahme viel näher, daß die besonders markanten Fälle des Generationswechsels sich erst nach und nach ausgebildet haben; die Meduse war vermutlich zuerst nur ein sich ablösender geschlechtlich differenzierter Polyp, welcher infolge von etwas Gallertgewebe flottierte und erst allmählich Glockengestalt und eigne Beweglichkeit erwarb<sup>1</sup>.

3. auf den Polymorphismus sozialer und koloniebildender Tiere, ein Argument, dessen Beweiskraft ich nicht anerkennen kann, weil zahlreiche Übergangsformen und Fälle von gering entwickelter Arbeitsteilung zeigen, daß auch hier die intensiven Gegensätze allmählich entstanden sind; so sind z. B. die Arbeiter der Hummeln noch genau so gebaut wie die Königin, nur sind sie kleiner, oft nur halb so groß, was wahrscheinlich darin seinen Grund hat, daß mehrere Larven in derselben Zelle sich entwickeln und daher nicht allzu reichliche Nahrung

<sup>1</sup> Die entgegengesetzte Auffassung hat nur Goette (Z. f. wiss. Zool. 87, 1907) vertreten. Darnach sollen die Medusen aus sessilen Gonophoren hervorgegangen sein, welche ihrerseits als stark entwickelte Geschlechtsorgane der Polypen gedeutet werden. Kühn (Z. J. [Anat.] 1912) hat gezeigt, daß viele Tatsachen gegen diese Ansicht sprechen.

sichten komme ich später (Kap. IV, II, A) zurück. Hier beschäftigen uns nur seine Gründe für sprungartige Entstehung neuer Organe und neuer Arten. Er behauptet, eine solche sei nur möglich, indem entweder »einfachste Tierformen« im ausgebildeten Zustande oder »embryonale Stadien (Eier, Keime, Knospen, Larven) höherer Geschöpfe« (S. 42) plötzlich aus sich heraus eine andre Wachstumsrichtung einschließen, während »unter allen Verhältnissen bei einfacheren und höheren Tieren, bei Jugendformen und ausgebildeten Geschöpfen, auch Umänderungen geringeren Grades« durch den modifizierenden Einfluß äußerer Momente hervorgerufen würden. Kölliker ist also nicht ausschließlich Heterogenetiker, sondern gibt daneben eine langsame Umbildung zu und versteigt sich sogar zu dem Satze: »Solche äußeren Momente haben nun auch mannigfach modifizierend auf den Entwicklungsgang eingewirkt und wäre keine Deszendenzhypothese vollkommen, welche nicht auch diese Verhältnisse ins Auge faßte« (S. 43). Merkwürdigerweise setzt er nirgends auseinander, warum eine langsame Umbildung durch kleine Stufen hindurch nicht genügen soll, um schließlich auch große Unterschiede hervorzurufen. Seine Argumente zugunsten einer sprungartigen Evolution bestehen in folgenden Hinweisen:

I. auf die Ontogenie, bei der »wesentlich zwei Vorgänge Platz greifen, und diese sind einmal das Auftreten neuer morphologischer Einheiten und zweitens die Umgestaltung schon gebildeter Organe« (S. 31). Der erstere Prozeß soll sprungartig vor sich gehen, z. B. bei der Entstehung der Urwirbel, der letztere allmählich, z. B. bei der Anlage der Darmdrüsen. Tatsächlich läßt sich dieser Unterschied aber nicht durchführen, denn in der embryologischen Entwicklung offenbaren sich immer dieselben Vorgänge der Zellteilung, des Wachstums, der Ausstülpung, der Abschnürung oder der Oberflächenvergrößerung durch Bildung von Falten, wie der Aufbau eines Hauses überall durch Zusammenfügen von Steinen, Holz oder anderm Material erfolgt. Die Urwirbel des *Amphioxus* sind Divertikel des Urdarms und hinsichtlich ihrer Entstehungsweise prinzipiell nicht verschieden von einer später auftretenden Darmausstülpung, die zur Leber wird. Stellen wir uns also auf Köllikers Standpunkt und »benutzen wir die Entwicklung der Einzelorganismen (weiter) als Basis für die Erkenntnis der Vorgänge bei

[Syst.] 19, 1903, S. 293—328) beschreibt von *Leptothorax emersoni* eine Übergangsreihe von elf verschiedenen weiblichen Tieren, welche von der geflügelten Königin zum ungeflügelten Arbeiter überleiten (Fig. 44). Nach Forel (1904) herrscht unter den Arbeitern der Ameisen sehr oft ein unvollständiger Polymorphismus, also eine sehr große Variabilität, und hieraus entwickeln sich dann die scharf getrennten Arbeitersorten, welche immer verschiedene Funktionen im Staate ausführen und dadurch schon andeuten, daß sie in Anpassung an diese Pflichten allmählich entstanden sind; so bei den *Atta*-Arten z. B. die drei Kasten der Soldaten, der Blattschneider und der Pilzgärtner.

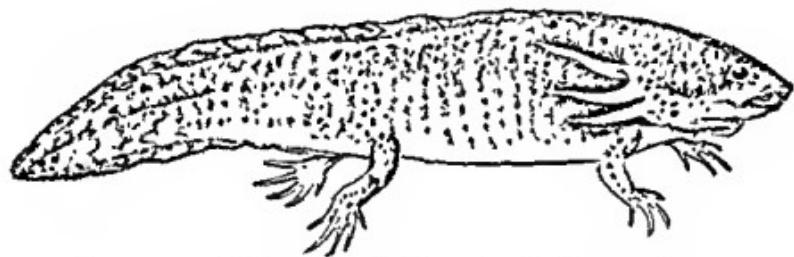


Fig. 45. Axolotl auf dem Stadium des *Siredon pisciformis*.

4 auf die Metamorphose. Da die Jugendformen (*Nauplius*, *Zoëa*, Larven der Anneliden, Seesterne usw.) einer Klasse meist eine große Ähnlichkeit haben, sich aber trotzdem zu ganz verschiedenen Familien, Gattungen und Arten entwickeln, so konnten plötzliche »Wendungen der Entwicklung und Übergänge in andre Gestalten als die Mutterform« eingetreten sein, »was ibrigens nicht weiter durch Beispiele belegt werden soll, da vorläufig alle und jede tatsächlichen Anhaltspunkte fehlen« (S. 39). Dann wäre freilich die ganze Argumentation besser unterblieben. Endlich fuhr Köllicker noch den Axolotl an, welcher meist auf dem klemmentragenden *Siredon*-Stadium (Fig. 45) geschlechtsreif wird, zuweilen aber auch durch eine rasche Verwandlung in das lungenatmende *Amblystoma* übergeht. Jetzt sieht man hierin allgemein einen Fall von Neotanie (vgl. die Anm. S. 90), d. h. die Geschlechtsreife tritt in der Regel schon auf dem Larvenstadium ein, ein Zustand, der sicher allmählich eingetreten ist, wie die zuweilen beobachteten Neotanien unserer heimischen Amphibien beweisen.

zur Verfügung haben. Erst bei den Meliponinen und Apiden werden die Gegensätze größer, indem die Arbeiter in den Geschlechtsorganen rudimentär werden, in andern Organen (Rüssel, Sammelapparat) aber

sich weiter entwickeln. Unter Umständen (v. Buttel, 1900, S. 18) können aber auch sie Eier legen. Daß die Arbeiter aus den Königinnen allmählich hervorgegangen sind, wird ferner dadurch bewiesen, daß bei Bienen und Ameisen noch jetzt der Gegensatz kein absoluter ist, indem Arbeiterlarven durch Änderung der Nahrung in Königinnen umgewandelt werden können. Auch die Termiten sollen die Fähigkeit haben, aus jungen männlichen und weiblichen Soldaten und Arbeitern durch besondere Fütterung Könige und Königinnen heranzuzüchten, wenn diese fehlen.

Endlich sei noch auf die »ergatogynen Zwischenformen« der Ameisen hingewiesen, welche in ihrer Organisation zwischen Weibchen und Arbeitern stehen und als phylogenetische Zwischenformen anzusehen sind.

Nach Escherich (1906, S. 43)

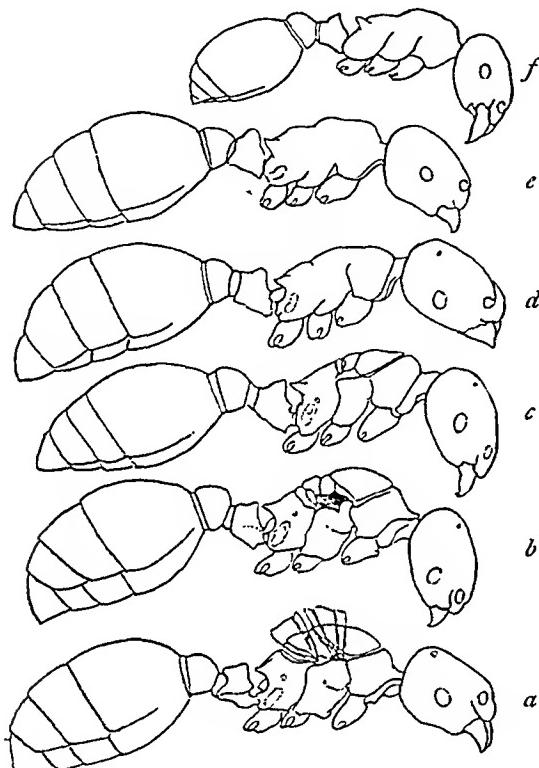


Fig. 44. *Leptothorax emersoni* Wheeler, Übergänge von der Königin (a) bis zum Mikroergat (kleinste Arbeiterform, f), nach M. Holliday 1904, S. 302. a Königin, geflügelt und mit 3 Ocelli; b ergatoides Weibchen, wie die Königin, aber ungeflügelt; c dreiäugiger ungeflügelter Arbeiter mit großem Scutellum; d zweiäugiger ungeflügelter Arbeiter mit kleinem Scutellum; e Makroergat, ungeflügelt und ohne Ocelli; f Mikroergat, wie e, aber kleiner.

kommen sie besonders bei solchen Arten vor, bei denen die Weibchen und Arbeiter sich an sich nahe stehen. Wasmann beobachtete bei *Leptothorax acervorum* Individuen in einer Kolonie, welche in »Größe, Färbung und Bildung der Brust« einen kontinuierlichen Übergang vermittelten, und Holliday (A study of some ergatogynic ants. Zool. Jahrb.

können. Wie ein Blick auf Fig. 46 beweist, bilden aber diese ♀ eine Art Reihe: das ♀ *Laomedon* hat noch überwiegend die düstere Farbung des ♂, ♀ *agenor* ist viel heller gefärbt und ♀ *achates* hat außerdem Schwänze an den Hinterflügeln. Daher ist es nicht wahrscheinlich, daß die ♀ durch unabhängige »Springe« entstanden sind, sondern sie sind vermutlich auseinander hervorgegangen.

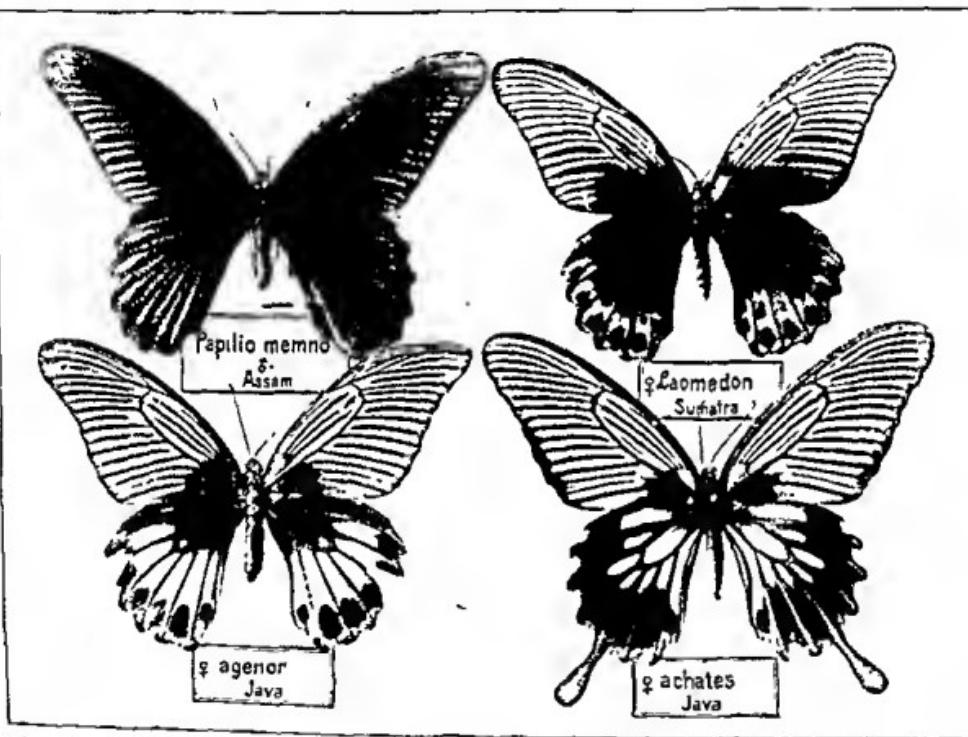


Fig. 46. Oben *Papilio memnon* ♂ und das ♀ *Laomedon*. Unten ♀ *Agenor* und ♀ *Achates*. Nach einem Präparat des phyletischen Museums. Aus Plate, Vererbungslehre 1913.

2. Manche Tiere haben außerordentliche Veränderungen im Laufe der Phylogenie durchlaufen (vom *Cypris*-Krebs bis zur *Sacculina*, von der Planarie bis zum Bandwurm), so daß nach Emery seinem bange wird vor der ungeheuren Zahl von Generationen, welche die Naturauslese gebraucht hatte, um solche extreme Formen durch Häufung von minimalen Variationen zu erzeugen. Wird aber angenommen, daß

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß Köllikers Theorie der heterogenen Zeugung auf sehr schwachen Füßen ruht, und daß alle von ihm zitierten Beispiele sich viel einfacher durch langandauernde allmähliche Evolution erklären lassen. Trotzdem hat sie das Gute gehabt, die Bedeutung der ontogenetischen Stadien für die Artbildung in das rechte Licht gesetzt und stärker betont zu haben, als von Darwin geschehen war; letzterer rechnete ganz überwiegend mit der Variabilität der ausgebildeten Formen, während sicherlich diejenige der Eier, Furchungsstadien, Larven und Jugendformen nicht minder eine Quelle für die Entstehung der Varietäten und Arten darstellt.

Bei den Nachfolgern Köllikers in der Befürwortung einer sprungartigen Evolution kehren sehr häufig dieselben Gedankengänge wieder, so daß wir uns kürzer fassen können.

b) Zunächst sei Emery (1893, S. 412 ff.) erwähnt, welcher sich auf folgende Tatsachen für das »plötzliche Erscheinen neuer Eigenschaften« beruft, mit welcher an sich einwandfreien Bezeichnung aber »Sprungvariationen« gemeint sind.

i. Solche Fälle des sexuellen Polymorphismus, wo ein Geschlecht in mehreren Formen auftritt, z. B. mehrere ♀♀ von *Papilio merope*, zwei ♂♂ von *Rhamnusium salicis* und einigen Feigenchalcidiern. Es sollen in vielen Fällen die auffallendsten Geschlechtsunterschiede auf dem Wege des Di- oder Polymorphismus des einen Geschlechts entstanden sein, und zwar infolge der unvermittelten Bildung einer neuen Form, welche eine Zeitlang neben der Urform bestand, um nach Schwund der letzteren allein zurückzubleiben« (S. 415). Hiergegen ist zu sagen, daß diese Gegensätze ebensogut allmählich entstanden sein können, und daß keine einzige Tatsache des Polymorphismus zur Annahme eines sprungartigen Erscheinens zwingt, wie wir soeben ausgeführt haben. Von *Papilio merope* ist die in Abessinien fliegende Weibchenform dem ♂ sehr ähnlich, stellt also vermutlich die Ausgangsform dar, während die vier andern Weibchenformen durch Mimikry vier verschiedener Danaiden entstanden sind. Es erscheint mir ganz undenkbar, daß eine solche Mimikry plötzlich fix und fertig aufgetreten sein soll. *Papilio memnon* besitzt neben einer männlichen Form drei oder vier weibliche, welche sogar an derselben Lokalität vorkommen

hatten ihm die Bedeutung der Selektion klar vor Augen führen müssen, denn es ist doch unleugbar, daß diese, obwohl sie häufig erblich sind, nie zu Speziesmerkmalen werden. So ist Batesons Werk zwar eine wertvolle Materialsammlung, aber für das Problem der Artbildung ohne Bedeutung.

d) Neuerdings hat Jaekel (1901) sich für eine »Metakinese«<sup>1</sup> ausgesprochen. Er versteht darunter eine »Umschüttelung«, »eine fast gewaltsame, jedenfalls tiefgreifende Umgestaltung einer Form, die selbstverständlich . . . nur in frühen Jugendstadien erfolgen kann«. Die von ihm angeführten Beispiele beweisen weiter nichts, als daß beträchtliche Veränderungen sich innerhalb einer phyletischen Reihe vollziehen können. Sie zeigen aber weder, daß sie durch sprungartige Variationen noch durch eine »Verschleppung« von Larven zustande gekommen sind. Über die Larven der fossilen Pelmatozoen und deren eventuelle Wanderungen kann kein Mensch etwas aussagen, und es bleibt daher eine vage Vermutung, wenn Jaekel (S. 52) von einer »Verzogerung der Larvenentwicklung« »die schwache und oft embryonale Entwicklung des Stieles« der Cystoiden und andre Verhältnisse ableitet. Aber selbst wenn diese Hypothese richtig wäre, so wüßten wir damit noch nicht, ob kontinuierliche oder diskontinuierliche Variation hierbei im Spiele war (vgl. meine gegen Jaekel gerichtete Schrift: Deszendenztheoretische Streitfragen).

e) Eimer (1897) verdanken wir das Wort »Halmatogenesis« für sprungartige Evolution. Er sieht darin eine »wichtige Ursache der Trennung der Organismenkette in Arten« und verweist (abgesehen von den schon besprochenen Erscheinungen des Saisondimorphismus und der Neotanie) auf die künstlichen Kälte- oder Wärmeaberrationen der Schmetterlinge und auf die Umgestaltung der *Artemia salina* in *Branchipus* nach Schmankewitsch. Bei jenen Aberrationen ist jedoch zu bedenken, daß Standfuß und Fischer sie erzielten durch so extreme Temperaturreize, wie sie eine Art in der freien Natur nur erlebt,

<sup>1</sup> Der Ausdruck ist außerdem schlecht gewählt, da man seit langem unter Metakinese die Trennung der Chromosomen der Aquatorialplatte und ihre Wanderung gegen die Pole versteht.

im Laufe der Phylogenie ein und wenige Male bedeutende Sprünge geleistet werden konnten, . . . . . so wird der ganze Vorgang und damit auch die Einwirkung der Naturauslese viel begreiflicher.« Dieses Argument sagt gar nichts; man könnte damit ebensogut die alte Schöpfungslehre motivieren, welche so große Sprünge der Schöpfer-tätigkeit annahm, daß alle Verschiedenheiten plötzlich da waren! Be-züglich der Zeiträume, mit denen die Abstammungslehre rechnen darf, vgl. S. 3 Anm.

3. Noch schwächer ist das letzte Emerysche Argument: viele Gewohnheiten und Instinkte sollen plötzlich aufgetreten sein. »Der Totenkopfschwärmer erlangte gewiß nicht allmählich die Sitte, in Bienenstöcke einzudringen. Auch schmuggelte der erste Kuckuck zum erstenmal sein Ei in ein fremdes Vogelnest ein.« Emery über-sieht vollständig, daß, wenn ein Kuckucksweibchen zum ersten Male das eigene Brüten aufgab, damit die übrigen Weibchen nicht dasselbe getan haben werden. Ganz allmählich wird diese Gewohnheit sich auf immer mehr Individuen ausgebreitet haben, bis sie schließlich bei gewissen Arten ein konstantes Merkmal wurde. Noch jetzt sind bekanntlich viele tropische Kuckucke Eigenbrüter. Es ist ganz undenk-bar, daß von einem Moment an alle Weibchen einer Art plötzlich Fremd-brüter wurden.

c) Bateson (1894) hat sich das Verdienst erworben, ein sehr großes Material über diskontinuierliche Variationen zusammenzustellen. Aber der Schluß, den er hieraus ableitete, daß damit auch die weite Verbrei-tung einer sprungartigen Evolution bewiesen sei, war verfrüht, zumal sehr viele seiner Fälle äußerst selten sind oder einen abnormen patho-logicalischen Anstrich haben, während zahlreiche andre nur geringfügige Abänderungen bedeuten. Ein weiterer großer Irrtum von Bateson war, daß er die ganze Selektionstheorie durch den Nachweis diskonti-nuierlicher Variationen glaubte umstürzen zu können (vgl. Bateson, S. 568). Für diese Theorie ist es ganz gleichgültig, ob die innerhalb einer Art nachweisbaren Variationen sich zu einer Reihe zusammen-schließen lassen oder ob sie ohne Übergänge auftreten. Wichtig ist nur, daß sie da sind und im Kampfe ums Dasein eine Rolle spielen. Gerade die zahlreichen pathologischen Varianten, welche Bateson aufzählt,

IV. Vorkommen und Charakter der Sprungvariationen.

Für die Frage, ob der Selektionswert plötzlich durch heterogenetische Variabilität erreicht werden kann, kommen selbstverständlich die Schrittvariationen nicht in Betracht, da sie nur unbedeutende Abänderungen darstellen, sondern lediglich die Sprungvariationen. Solche auffallende diskontinuierliche Variationen kommen nun zweifellos vor, obwohl es namentlich bei Haustierrassen oft sehr schwer oder gar unmöglich ist, zu entscheiden, ob die betreffende Abweichung sofort in extremem Grade aufgetreten ist oder allmählich durch Zuchtwahl und Inzucht zu ihrer jetzigen Höhe gehoben worden ist. Der russische Botaniker Korschinsky (1899) hat aus der Literatur eine große Zahl von Beispielen zusammengestellt, daß erheblich unterschiedene Variationen zuweilen in einem Exemplar unter einer großen Zahl nicht veränderter Individuen auftreten. »Es werden mehrere Varietaten von Holzpflanzen in Waldern oder verlassenen Parkanlagen in einem einzigen Exemplar mitten unter unzähligen typischen Individuen derselben Art gefunden, so z. B. *Fagus sylvatica* var. *purpurea*, *Corylus avellana* var. *laciniata*, *Quercus pedunculata* var. *doumetii*, *Abies pectinata* var. *pyramidalis*. . . Die Entstehung dieser Formen durch Heterogenese ist augenscheinlich, denn jede andre Erklärung wäre gezwungen.« Korschinsky braucht, wie dieser Satz lehrt, für das Auftreten solcher Sprungvariationen eine Bezeichnung, welche die Übereinstimmung seiner Gedanken mit Köllikers »Theorie der heterogenen Zeugung« zum Ausdruck bringen soll. Nach Korschinsky haben de Vries (1901, 1906) und Blaringhem (1911) viele Beispiele von Sprungvariationen erbracht. Ersterer rechnet sie zu seinen »Mutationen«, obwohl diese viel häufiger aus sehr geringfügigen Abänderungen — man denke an die etwa 200 verschiedenen Formen des Hungerblümchens (*Draba verna*) — bestehen. Unter seinem Einflusse gehen viele Autoren zurzeit in dieser Hinsicht viel zu weit und wittern überall Sprungvariationen. Die Goldfische mit Teleskopäugen und Schleierschwanz dürfen z. B. nicht als solche angeführt werden, da ihre Nachkommen beständig alle möglichen Abstufungen zeigen und die Züchter andauernde Selektion treiben. Ebensowenig darf man sich auf die Mauchamp-Schafrasse mit langer seidenglänzender Wolle und glatten

wenn sie in ein Gebiet mit ganz anderm Klima einwandert, wobei sie sich selbstverständlich allmählich umändert, da eine solche Wanderung lange Zeit und viele Generationen erfordert. — Es würde hier zu weit führen, wollte ich das berühmte *Artemia*-Beispiel in extenso diskutieren. Ich verweise daher auf die jüngsten gründlichen Untersuchungen von Bateson (1894, S. 96 ff.) und von Samter-Heymons (1902), nach denen die Auffassung definitiv aufgegeben werden muß, daß durch Wechsel des Salzgehalts die eine Art rasch in die andre verwandelt werden kann. Die Gattungen *Branchipus* und *Artemia* stellen sich nach Samter und Heymons so nahe, daß man sie nicht durch ein oder einige Merkmale unterscheiden kann, sondern nur auf Grund vieler, zum Teil sogar innerer Unterschiede. *Artemia* ist im allgemeinen primitiver, larvaler; *Branchipus* weiter vorgeschritten. Da die meisten Artemien im Salzwasser, die meisten *Branchipus* im Süßwasser leben, so ist die Hypothese berechtigt, daß Änderungen im Salzgehalt die Trennung der Gattungen herbeigeführt haben, aber sie kann sich allmählich vollzogen haben. Dafür spricht auch, daß bei *Artemia* durchschnittlich die meisten Variationen in schwachsalmigem Wasser eine gewisse Annäherung an die *Branchipus*-Formen zeigen, sich aber bei starksalmigem Wasser von ihr entfernen, wenngleich nur in recht untergeordneten Merkmalen. Durch das Experiment kann man den genetischen Zusammenhang beider Gattungen nicht streng nachweisen. »Jedenfalls verwandelt sich bei verändertem Salzgehalt weder *Branchipus* in eine *Artemia*, noch wird die *Artemia* zu einem *Branchipus*.« (Vgl. hierzu das Referat von Steuer, Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 53, 1903, [2] S. 145 bis 150.)

f) Auf Nußbaums (1906) Befürwortung einer sprungartigen Evolution habe ich schon oben (S. 94) hingewiesen, und sei gegen diesen Autor noch bemerkt, daß, wenn bei der Kreuzung der Augennerven einer Fischart der rechte Optikus über dem linken liegt und nun durch eine leichte Abänderung des embryonalen Wachstums einmal umgekehrt der linke über den rechten zu liegen kommt, man hierin unmöglich eine Sprungvariation sehen kann. Wenn so unbedeutende Verschiebungen in der Lage zweier Organe schon als »Sprünge« angesehen werden, so fallen sprungartige und allmähliche Evolution begrifflich zusammen.

wahrscheinlich, daß immer diejenigen Individuen zur Nachzucht ausgewählt wurden, welche besonders niedrige Vorderbeine besaßen. Humphrey sagte aber nichts hierüber, und deshalb ist es auch möglich, daß die Merkmale des Stammtiers unverändert auf viele Individuen im Laufe der Zeit übergegangen sind. Hierfür spricht ein von Bristol (Am. Naturalist 42, 1908, S. 282) abgedruckter Bericht etwa aus dem Jahre 1798, welcher angibt, daß die ganze Rasse von vielen Tausenden von Tieren sich von zwei Individuen ableite, ohne daß sich dabei eine wesentliche Veränderung (»material variation«) gezeigt hatte. Leider erzählt der Autor aber nur von Hörensagen. Humphrey scheint das Stammtier gar nicht gesehen zu haben, denn er gibt keine genaue Beschreibung, sondern sagt nur, es sei von »singular appearance« gewesen. Das Otterschaf kann also ebensowenig wie das Mauchampschaf als ein sicheres Beispiel dafür gelten, daß eine besonders eigentümliche Rasse mit einem Schlage da war und sich vom ersten Tier an unverändert erhielt. Für die gekrauselten Kanarien (Frisés) gibt Noorduijn (Arch. Rassbiol. 6, 1909, S. 395) auf Grund seiner ausgedehnten literarischen Studien an, daß im Anfange des 19. Jahrhunderts im südlichen Holland und nördlichen Belgien zuerst Vogel mit wenig Kräuselung entstanden, »welche nach und nach mittelst verständiger Selektion zunahm«. Nach der Ansicht von Russ sind auch die gelben Kanarien nicht durch plötzliche Mutation entstanden, wie Davenport meint. Die Haubenkanarien treten noch jetzt in allen Abstufungen auf und, um die starkbehaubten Norwich-Kanarien (Fig. 15, d) zu erhalten, muß man nach Noorduijn durch mehrere Generationen Behaubte kreuzen mit Unbehaubten, welche aber von Haubenvögeln abstammen. Solche Beispiele zeigen, daß es nicht richtig ist, wenn alle extremen Huhner-, Tauben-, Kanarien- und Hunderassen schlechthin als Sprungvariationen angesehen werden, die auf einmal fix und fertig in dem jetzt vorliegenden extremen Zustande entstanden. Das Wahrscheinlichste ist immer, daß früher der Prozeß sich ebenso abspielte wie jetzt, d. h. es zeigte sich plötzlich in einem Exemplar eine auffallende Variation mit hoher Erblichkeit, und diese wurde langsam zu einer Rasse vermehrt und dabei durch Zuchtwall verbessert und konstant gemacht.

Hörnern berufen, denn die Darstellung von Darwin (Var. I, S. 110), daß sie 1828 von einem einzigen Lamm der Merinos ihren Ursprung genommen habe, ist nicht richtig. Vielmehr hat Dräger (1912, S. 25) aus französischen Werken feststellen können, daß das erste Tier dieser Art aus einer zufälligen Kreuzung eines englischen Dischleybocks mit einem französischen Landschaf hervorging und sich durch lange glänzende Wolle auszeichnete. Es handelt sich hier offenbar um ein Kreuzungsnovum (vgl. Vererbungslehre, S. 489). Dieses Tier, ein Bock, wurde mit reinen Merinos weitergezüchtet und lieferte so jene berühmte Rasse, welche aber anfangs mangelhaft gebaut war, mit schwerem Kopf, langem Hals, schmaler Brust, dann aber durch Selektion verbessert wurde. Ebensowenig einwandfrei ist das viel zitierte Beispiel des krummbeinigen Ancon- oder Otterschafs. Der Originalbericht des Obersten Humphrey (1813, S. 88) über seine Entstehung besagt, daß Seth Wight auf seiner Farm am Charlesflusse in der Nähe von Boston 15 Mutterschafe und einen Bock besaß. 1791 entstand ein Bocklamm von »eigentümlicher Erscheinung«<sup>1</sup>, welches zur Nachzucht verwandt wurde. Im ersten Zuchtyahr hatten nur zwei Lämmer (etwa 10—12%) von allen, welche geboren wurden, eine Ähnlichkeit (likeness) mit dem Vater. In den nächsten Jahren stieg die Zahl der Tiere mit dieser Eigentümlichkeit, und 1811 konnte Humphrey von einer strongly marked variety before unknown in the world berichten. Bohm (1879) hat sicher recht, wenn er aus diesen Angaben schließt, daß auf dem gewöhnlichen Wege, durch Inzucht und Zuchtwahl, allmählich eine besondere Rasse geschaffen wurde. Von dieser Rasse heißt es: »Sie können weder laufen noch springen wie andre Schafe. Sie sind schwächer in ihrer organischen Konstruktion, wie auch plumper im Gang, da die Vorderbeine immer krumm sind und die Füße beim Gehen nach innen gedreht werden.« Diese verkrüppelte Rasse wurde weiter gezüchtet, weil sie über die damals in Neu-England üblichen niedrigen Einzäunungen von Holz oder Stein nicht hinüberspringen konnte wie normale Schafe. Daher ist es

<sup>1</sup> Der Name »Otter-Schaf« wurde gewählt, weil der lange Rücken und die kurzen Beine an eine Fischotter erinnerten. Humphrey sagt, die Bezeichnung Ancon stamme von dem ersten, welcher ein solches Tier seziert und untersucht habe (*κύκών*, Krümmung, Ellbogen).

S. 4). Tanzmäuse. Purpurblattrige Dahlien. Blutbuche. Fasciation (bandartige Verbreiterung) beim Hahnenkamm, *Celosia cristata*. Zwangs-drehung des Stengels bei Karden (*Dipsacus*). Geschlitzte Blätter beim Schöllkraut und Haselstrauch.

c) durch Wiedcrauftreten eines früher vorhandenen Merkmals (Atavismus). Schulterkreuz, Zebrazeichnung, diei Hufe beim Pferd, vierte Zehe am Hinterfuß von Meerschweinchen. Rudimente von Hörnern bei hornlosen Rassen von Rindern und Schafen. Pelorien,



Fig. 49. Schädel eines mopschnauzigen Niata-Ochsen aus Sudamerika. Exemplar in der Landwirtschaftl. Hochschule zu Berlin.

d. h. Ruckschläge der bilateralsymmetrischen Bluten auf die ursprüngliche radiale Symmetrie, z. B. bei *Linaria vulgaris*. Diese Kategorie ist von 1 a nicht immer sicher zu trennen.

2. Sie sind regressive Variationen, Abänderungen nach der negativen Seite:

a) durch plötzlichen Ausfall einer Eigenschaft: Albinismus. Hornlose Rinder, Schafe, Ziegen. Schwanzlose Katze der Insel Man, die auch in Japan und im malaiischen Archipel weit verbreitet ist. Kennels (1901) stummelschwänzige Katze, welche vermutlich immer

Die bis jetzt beobachteten Sprungvariationen lassen sich in zwei Haupt- und mehrere Untergruppen sondern.

1. Sie sind progressive Variationen, Abänderungen nach der positiven Seite:

a) durch Vermehrung oder Verstärkung eines schon vorhandenen Merkmals: Haarmenschen. Überzählige Finger (Zehen)



Fig. 47. Rechter Vorderfuß eines Pferdes mit überzähliger Zehe II. Der linke Vorderfuß war ebenso ausgebildet. Nach Skoda.

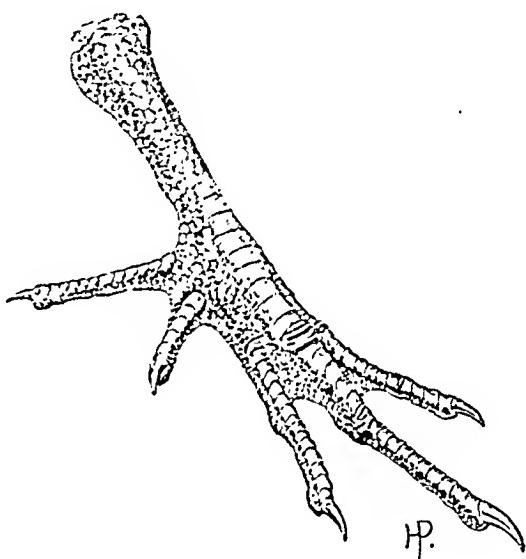


Fig. 48. Fuß vom Dorkinghuhn mit verdoppelter Hinterzehe.  $\frac{1}{2}$  natürl. Größe. (Original.)

bei Mensch, Pferd (Fig. 47), Schwein, Meerschweinchen (Fig. 20, D) usw. Fünfte Zehe der Dorking- (Fig. 48) und Houdan-Hühner. Beinfederige Hühner und Tauben. Vierhörnige Ziegen. Melanismus. Gefüllte Blüten (Fig. 25).

b) durch Auftreten eines neuen Charakters: Halsanhängsel mancher Ziegen und Schweine. Kopfhaube bei Hühnern, Tauben, Kanarien (Fig. 14, 15). Krummbeinige Hunde, Pferde (s. Abbildung in Ill. Landwirt. Ztg. 23, 1903, S. 51). Schwarzs Schulter-Pfau (Darwin, Var. I, S. 323). Stachelschweinmensch Lambert (Darwin, Var. II,

great aid, but I did not allude to the subject [in the »Origin«] for, after much labor, I could find nothing which satisfied me of the probability of such occurrences. There seems to me in almost every case too much, too complex, and too beautiful adaptation, in every structure, to believe in its sudden production» (Life and Letters 1887, Vol. II, p. 333; zit. bei Cox, 1908, S. 445). Ein zweites Argument für Darwin war, daß Sprungvariationen, wie die Kulturarten beweisen, höchst vereinzelt auftreten, daher durch den verwischenden Einfluß der Kreuzung wieder beseitigt werden werden. Dieser Schluß ist durch die Entdeckung der Mendelschen Regel hinfällig geworden. Dagegen ist ein drittes Argument, auf welches Darwin sich stützte, noch jetzt beweisend, daß nämlich die meisten Anpassungen während der Ontogenie allmählich aufgebaut werden, woraus weiter gefolgert werden darf, daß sie auch phylogenetisch nach und nach entstanden sind. Darwins Ablehnung der phyletischen Bedeutung der Sprungvariationen beruht also darauf, daß er die ganze Evolution unter dem Gesichtswinkel der Anpassungen betrachtete, ein Standpunkt, den ich für völlig richtig halte<sup>1</sup>.

Auch Korschinsky hebt hervor, daß sehr viele heterogene Variationen sich bei ihrem ersten Auftreten durch ein »zerrüttetes Sexualsystem und durch »eine allgemeine Schwäche der Organisation« auszeichnen. Sie blühen häufig spät, bringen wenige Samen zur Reife und zeigen eine große Empfindlichkeit gegen Kälte. Derartige Eigenschaften

---

<sup>1</sup> Darwin hat seine Gründe klar zusammengefaßt in dem Schlußabsatz des Kap. VII im Origin, wo er die plötzliche Entstehung einer geflügelten Form bespricht »Wer glaubt, daß irgend eine alte Form plötzlich durch eine innere Kraft oder Tendenz z. B. zu einer geflügelten umgewandelt wurde, wird fast gezwungen anzunehmen, daß gegen alle Analogie viele Individuen gleichzeitig variierten. Es kann nicht geleugnet werden, daß solche plötzliche und große Strukturänderungen weit verschieden sind von denen, welche die meisten Arten anscheinend durchlaufen haben. Er muß ferner glauben, daß viele Strukturen plötzlich erzeugt sind, welche auf das Schonste an alle andern Teile desselben Geschopfes und an die umgebenden Verhältnisse angepaßt sind; und für eine solche komplizierte und wunderbare Koadaptation wird er nicht den Schatten einer Erklärung vorbringen können. Er wird zugeben müssen, daß die großen und plötzlichen Umwandlungen keine Spur ihrer Tätigkeit in dem Embryo zurückgelassen haben. Dieses alles zuzugeben heißt, wie mir scheint, in das Reich der Wunder eingetreten und das der Wissenschaft verlassen «

mit geschwänzten Katern sich paarte, aber trotzdem in sechs Würfen 28 Junge warf, von denen zwölf normal, vier stummelschwänzig und zwölf sogar schwanzlos waren. Haarlose Hunde, Menschen (Verh. Berlin. Ges. f. Anthropol. 1881, S. 143, Haarlose Australier), Maulwürfe (Zool. Anz. 1911, S. 125). Hämophilie (Bluterkrankheit) durch Ausfall der Fähigkeit, die fibrinogene Substanz des Blutes zu bilden. Dornlose Früchte von *Datura latula*. Stachellose Opuntien. Kernlose Trauben, Orangen.

b) durch plötzliche Hemmung der Ontogenie (Hemmungsbildungen): Mopsschnauzigkeit bei Doggen, Möpsen, Niata-Rind (Fig. 49). Zwergwuchs bei Tieren und Pflanzen.

V. Bedeutung der Sprungvariationen für das Selektionsproblem. Sind nun derartige auffällige Abänderungen geeignet, um plötzlich ein Organ oder einen Teil desselben selektionswertig zu machen und ihm mit einem Schlag den Stempel bedeutender Nützlichkeit aufzudrücken? Kann man glauben, daß sie Anpassungen hervorriefen, die sofort fix und fertig da waren, wie nach der Sage der Griechen Athene aus dem Haupte des Zeus entsprang? Die bekannten Beispiele ermutigen gewiß nicht zu dieser Auffassung. Es mag sein, daß die Schneefarbe mancher Polartiere vielleicht auf diesem Wege erworben wurde, aber da monströse und pathologische Abweichungen unter den Sprungvariationen sehr häufig sind, so sind gewiß nur in Ausnahmefällen Anpassungen, und auch nur solche einfacher Art, aus ihnen hervorgegangen (vgl. Schimkewitsch, 1906, S. 65). Die meisten Anpassungen aber bestehen aus mehreren bis vielen Elementen, welche unabhängig voneinander variieren, aber doch harmonisch zueinander passen. Es erscheint ausgeschlossen, daß eine solche Harmonie durch gleichzeitige Sprünge dieser Teile zustande kommen kann. Aus diesem Grunde hat Darwin zwar nie bestritten, daß Sprungvariationen (»sports«) zuweilen vorkommen, aber er hat immer betont, daß die Anpassungen in erster Linie durch Selektion kleiner »steps« zustande kommen. Sehr bezeichnend ist folgendes Zitat aus einem Briefe an Asa Gray im Jahre 1860, also gleich nach dem Erscheinen des »Origin«: »I reflected much on the chance of favorable monstrosities (i. e. great and sudden variation) arising. I have, of course, no objection to this, indeed it would be a

aus dem Hintergrund der Pharyngealtasche neue hervor, so daß die Zahl in Montenegro bis auf 14, in Bulgarien sogar bis auf 35 steigen kann. Nah verwandt mit ihr ist die süditalienische *Pl. teratophila*, welche bis 17 Schlundköpfe bildet. Die nordamerikanische *Phagocata gracilis* bringt es ebenfalls auf 20 und mehr Schlundköpfe. Diese Reihe zeigt deutlich, daß nicht plötzlich 20 Schlundköpfe aufgetreten sind als »Sprungvariation«, sondern daß die meristische Variation sich allmählich gesteigert hat<sup>1</sup> — Besonders leicht können bei Haustieren und Pflanzen solche plötzlich aufgetretenen Abnormitäten Veranlassung zur Zucht einer neuen Rasse gegeben haben, falls sie einigermaßen erblich waren, denn sie mußten die Aufmerksamkeit ihrer Besitzer besonders auf sich lenken und zu Züchtungsversuchen herausfordern, auch wenn es sich nicht um nützliche, sondern nur um auffallende Merkmale handelte.

**Zusammenfassung.** Der Einwand, daß unbedeutende Abänderungen keine Selektion veranlassen können, hat zweifellos eine gewisse Berechtigung. Es ist zuzugeben, daß in sehr vielen Fällen die Variationen so geringfügig sind, daß sie keinen »Selektionswert« besitzen, d. h. nicht imstande sind, den

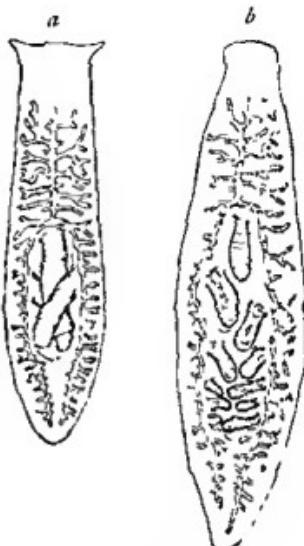


Fig. 50. Polypolypharyngeal Strudelwurmer (nach Mrazek, 1903, Fig. 5 und 1906, Fig. 1) a *Plana*, *ut anophthalma*, Habitusbild. b *Planaria megalomigrina*, Flächenschnitt.

<sup>1</sup> Zur Erklärung gehen Mrazek und Steinmann (1908, 1909) von der Beobachtung aus, daß *Pl. alpina* als Glazialrelikt gegen Temperaturerhöhung sehr empfindlich ist und darauf vielfach mit einer Querteilung antwortet, nachdem vorher ein neuer Pharynx gebildet ist. Solche Teilungen können sich so schnell wiederholen, daß sie zur Erschöpfung und zum Tode führen. Bei den polypharyngealen Arten entstand die Fähigkeit und steigerte sich allmählich, auf ungünstige Temperatureinflüsse nur mit dem Beginn einer Teilung, nämlich mit der Pharynxbildung zu reagieren, diese selbst aber zu unterdrücken. Die an sich überflüssige Polypharyngie wäre dann doch nicht zwecklos.

müssen den Kampf ums Dasein sehr erschweren, und wenn dazu noch große Seltenheit im Auftreten kommt, so folgt daraus, daß derartige Habitusänderungen nur in den seltensten Fällen sich werden behaupten können. Korschinsky folgert mit Recht aus seinen Beobachtungen, daß günstige Existenzbedingungen die Artbildung durch Heterogenese fördern, ungünstige sie hemmen. Ist dies aber wahr, so können derartige neue Formen für die Evolution nicht in Betracht kommen, denn die Paläontologie beweist, daß neue Faunen und Floren Hand in Hand zusammen gehen mit klimatischen und geologischen Veränderungen. Diese aber veranlassen einen äußerst intensiven Kampf ums Dasein.

VI. Aus diesem Grunde kann auch ihre phyletische Bedeutung nur geringfügig sein. Wir kennen zwar manche Arten mit anscheinend »pathologischen« Charakteren, d. h. mit Eigentümlichkeiten, die man auf den ersten Blick für krankhaft halten könnte, lehrte nicht die Erfahrung, daß sie bei allen Individuen vorkämen. Hierhin gehören z. B. die Hauer des *Babirussa alfurus*, des Hirschebers von Celebes (Fig. 100), welche mitten durch die Haut der Backen hindurchbrechen; der Narwal mit seinem nur auf der einen Seite enorm verlängerten Stoßzahn; der *Anarhynchus frontalis*, ein Strandläufer von Neuseeland, dessen Schnabelspitze plötzlich um etwa 30° nach rechts abbiegt, und der Kreuzschnabel (*Loxia*) mit seinen übergreifenden Schnabelspitzen. In solchen Fällen ist möglicherweise der besondere Charakter plötzlich nach Art einer Monstrosität aufgetreten. Es ist aber ebenso wahrscheinlich, daß derartige Bildungen allmählich entstanden sind. Wie vorsichtig man in der Beurteilung solcher Fälle sein muß, beweisen die interessanten polypharyngealen Planarien, welche neuerdings von Mrazek (*Planaria montenigrina*, SB. böhm. Ges. Wiss. Prag, 1903, Nr. 33 und die subterrane *Planaria anophthalma*, ebd. 1906, Nr. 32) und andern beschrieben worden sind. Teratologische Verdoppelungen und Spaltungen des Pharynx sind bei Strudelwürmern öfters beobachtet worden, z. B. bei *Pl. alpina*, der Stammform jener beiden Arten. Von diesen hat *Pl. anophthalma* (Fig. 50a) gewöhnlich drei Schlundköpfe, es kommen aber vereinzelt auch Exemplare mit einem und zwei vor. Bei *Pl. montenigrina* (Fig. 50b) ist der Prozeß weiter gediehen; die jüngsten Tiere haben mindestens fünf Schlundköpfe, und während sie älter werden, sprossen

Fällen überbrücken, namentlich wenn die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften zugegeben wird.

Unsere Untersuchung lehrte ferner, daß vom Weismannschen Standpunkt aus dem Prinzip der koinzidierenden Selektion keine nennenswerte Bedeutung zugeschrieben werden kann. Ebensowenig sind die Sprung-Mutationen wegen ihrer Seltenheit und ihres meist pathologischen Charakters geeignet, als Hilfsprinzip von allgemeiner Gültigkeit herangezogen zu werden, um die Variationen plötzlich selektionswertig zu machen. Aus ihnen lassen sich auch keine Anpassungen ableiten, da diese meist aus mehreren zueinander passenden Teilen bestehen, die unmöglich durch ebensoviele harmonische »Sprünge« entstanden sein können. Für die Deszendenzlehre gilt nach wie vor der Satz: *Natura non facit saltus.*

#### Zehnter Einwand

von Fleischmann (1903), Schneider (1906, S. 63, 65; 1911, S. 107) und viele andern:

Der Darwinismus läßt sich in einem speziellen Falle nie exakt begründen, weil der Kampf ums Dasein stets ein so komplizierter Prozeß ist, daß er sich nicht in allen Einzelheiten feststellen läßt. Dadurch wird die Selektionslehre zur persönlichen Ansichtssache.

Die erste Hälfte dieses Einwandes ist völlig richtig und auch von mir in den früheren Auflagen dieses Buches ausführlich begründet worden. Trotzdem ist die zweite ein Fehlschluß, denn Naturgesetze und allgemeine Theorien werden in den gesamten Naturwissenschaften nicht direkt aus den Beobachtungen abgeleitet, gleichsam von ihnen abgelesen, sondern sie werden durch logische Folgerungen, durch Deduktion aus ihnen gewonnen.

Wer auf diesem Standpunkte steht, der kann getrost einen Satz aufstellen, der anscheinend Wasser auf die Mühle der Antidarwinisten gießt, und damit bekunden, daß er die Klippe einseitiger Überschätzung des Selektionsprinzips vermeidet. Dieser Satz lautet: es ist fast ausnahmslos unmöglich, in einem speziellen Falle das Maß

Kampf ums Dasein in irgend einer Weise zu beeinflussen. Darwin selbst hat nie behauptet, daß »minimale« Variationen über Leben und Tod entscheiden, wie seine Gegner ihm häufig unterschieben, sondern er spricht immer nur von »kleinen« Abänderungen und nimmt an, daß diese in vielen Fällen eine Auslese bewirken können. Diese Annahme ist völlig berechtigt, denn die Erfahrung lehrt immer wieder, daß solche kleinen Variationen, wie sie bei Menschen, Tieren und Pflanzen täglich beobachtet werden, in der Leistungsfähigkeit der aktiven und passiven Organe (Muskeln, Sinnesorgane, Verdauungsorgane, Schutzfärbung usw.), in der konstitutionellen Widerstandskraft gegen Erkrankungen, Parasiten, Hunger, Durst, Temperaturschwankungen und andern Gefahren und endlich in der Vermehrungsziffer, in sehr vielen Fällen über Sein oder Nichtsein entscheiden und demnach Selektionswert haben können. Namentlich die Fruchtbarkeit einer Art wird oft genug durch unbedeutende Änderungen in der Lebensweise, also durch morphologisch überhaupt nicht nachweisbare und meßbare Verhältnisse so beeinflußt, daß im Laufe einiger Generationen der Kampf ums Dasein eine andre Form annimmt. Die Beurteilung des Selektionswerts einer Variation hängt daher nie ausschließlich von der Größe der Abänderung ab, sondern von der Rolle, welche sie im Leben der Art spielt, und die allgemeine Behauptung, daß unbedeutende Differenzen keine Auslese veranlassen können, ist direkt falsch.

Weiter kennen wir die im vorstehenden geschilderten Hilfsprinzipien, welche einem Organ allmählich oder plötzlich Selektionswert verleihen können, nämlich korrelative Abhängigkeit von andern nützlichen Organen, Funktionswechsel, Änderung der Lebensweise, Gebrauchs-wirkung, ursprüngliche Universalität (polyfunktionelle Organe) und Orthogenese. Sie sind so verschiedenartig, daß sie die Schwierigkeit der Anfangsstufen in sehr vielen

In der darwinistischen Literatur finden sich Seitenlange Erörterungen darüber, in welcher Weise die Selektion bei der Ausbildung des Giraffenhalses beteiligt war, ohne daß die Autoren über Vermutungen hinauskommen. Vor 20 Jahren hat sich dasselbe Schauspiel wiederholt in der Kontroverse über die Frage, ob Selektion die Tastempfindlichkeit des Menschen gesteigert hat oder Gebrauchswirkung. Spencer (1893, S. 153ff.) vertritt die letztere Ansicht, da die kleinen Unterschiede im Empfindungsvermögen der verschiedenen Körperregionen keinen Selektionswert besessen hätten, und sieht darin ein schlagendes Beispiel für die Vererbbarkeit durch Gebrauch erworbener Eigenschaften. Weismann (1893, S. 28), Platt Ball (1893, S. 338) und Wallace (1893, S. 497) treten für Selektion ein, ohne aber, wie dies in der Natur der Sache begründet ist, wirklich zwingende Argumente vorbringen zu können. Dies ist schon deshalb nicht möglich, weil die Gegensätze keine scharfen sind und sehr wohl beide Faktoren kooperiert haben können. Diejenigen Körperstellen, welche der Berührung am meisten ausgesetzt waren, wo also die sensiblen Elemente am meisten gebraucht wurden, erwarben hierdurch eine erhöhte Empfindlichkeit. Das Maß derselben kann aber bei verschiedenen Individuen oder Rassen je nach Lebensart und Veranlagung differiert haben, und da die manuelle Geschicklichkeit sowie das Sprechen und die Beurteilung der Nahrung nicht zum wenigsten auf dem Tastvermögen der Finger bzw. der Zunge<sup>1</sup> beruhen, so können diese Unterschiede Selektionswert erlangt haben. Dann hatten beide Parteien recht, ohne daß jedoch die Möglichkeit bestande, über vage Hypothesen hinaus zu gelangen oder gar zu entscheiden, welchem der beiden Faktoren die größere Wirkung zuzuschreiben wäre.

In der Erkenntnis der Unmöglichkeit, die Rolle der Selektion für die Vergangenheit und für jeden gegenwärtigen Fall exakt rekonstruieren zu können, liegt gewiß etwas Deprimierendes, aber deshalb bleibt sie nicht weniger richtig. Es wird keinem Physiker einfallen, zu bezweifeln, daß durch die Anziehungskraft des Mondes Ebbe und Flut hervor-

<sup>1</sup> Bei Polynäuritis z. B. nach Diphtheritis ist die Empfindlichkeit der Zunge und der Mundschleimhaut zuweilen so herabgesetzt, daß durch Verschlucken von Knochensplittern, Fischgraten u. dgl. Erkrankungen entstehen (s. v. Hansmann 1909, S. 102).

des Selektionswerts anzugeben und vielfach sogar unmöglich, festzustellen, ob ein anscheinend nützliches Organ selektionswertig ist oder nicht. Der hieraus sich ergebende Schluß ist, daß die Richtigkeit der Selektionslehre nur selten aus der Beobachtung spezieller Fälle in der Natur sich ergibt, sondern daß sie in der Hauptsache eine logische Folgerung aus den allgemeinen Erfahrungstatsachen der Variabilität, des Geburtenüberschusses und des Kampfes ums Dasein darstellt. Um das Gesagte zu illustrieren, so erinnere ich an die Schalenaugen (Fig. 37) der höheren Chitonen<sup>1</sup>, die sich, wie aus der Anatomie zweifellos erhellt, aus Tastorganen, den sogenannten Ästheten, entwickelt haben. Diese Augen sind fast immer in sehr großer Zahl (viele Hunderte) vorhanden und werden bei manchen Arten, z. B. bei *Acanthopleura echinata* und *Enoplochiton niger*, im Alter fast regelmäßig durch Pilzmycelien zerstört, so daß man bei größeren Exemplaren meist nur noch am Rande der Schalen einige wenige unversehrte Augen findet. An demselben Felsen finden sich Jugendformen mit intakten Augen, ältere Exemplare mit halb oder ganz zerstörten Augen und vielleicht noch andre Arten von Chitonen, welche sie überhaupt nicht besitzen. Der Schluß liegt sehr nahe, daß sie überhaupt nicht vitale Bedeutung haben, sondern daß die betreffenden Arten ebensogut ohne dieselben existieren könnten. Irgendwelche Sicherheit läßt sich nicht erreichen, weil die zahlreichen Existenzbedingungen, welche über Sein und Nichtsein entscheiden, einer näheren Analyse sich entziehen. Es wäre möglich, daß die Augen gleich nach Beendigung der Larvenperiode dem jungen Tiere die für die Weiterentwicklung geeigneten Regionen innerhalb der Gezeitenzone andeuten, so daß sie z. B. sandhaltiges und daher trübes Wasser mit Hilfe derselben vermeiden. Ob eine grüne Raupe zwischen den Blättern am Leben bleibt oder gefressen wird, hängt von zahlreichen Verhältnissen ab, von der Zahl der Feinde, deren Sehvermögen usw. Daher läßt sich nicht völlig einwandfrei beweisen, daß die grüne Farbe Selektionswert besitzt, mit andern Worten alle nichtgrünen Individuen gefressen werden.

---

<sup>1</sup> L. Plate, Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Fauna chilensis. Vol. 1. 1898. (Suppl. der Zool. Jahrb.) S. 199 und Vol. 2. S. 502.

selben Recht bejahend wie der andre verneinend antworten. Der eine findet es leicht vorzustellen, der andre schwer, und keines von beiden Urteilen kann die Entscheidung in der Sache geben'. « Endlich sei noch Wallace hier genannt, der (1894, S. 176) kurz und bündig eingesteh't: »es wird natürlich zugegeben, daß ein direkter Beweis der Tätigkeit der natürlichen Zuchtwahl zurzeit fehlt«.

Wenngleich es sicher ist, daß ein genauer Maßstab für die Tätigkeit der Zuchtwahl in der Vergangenheit fehlt und auch schwerlich durch weitere Untersuchungen zu erbringen sein wird, so ist doch damit nicht gesagt, daß die Wirkungen der natürlichen Zuchtwahl in der Gegenwart sich einer genaueren Beobachtung und Erforschung entziehen. Durch Unwetter, Überschwemmungen, extreme Temperaturgrade, Veränderungen in der Zusammensetzung der umgebenden Fauna und Flora und durch das Vordringen der menschlichen Kultur werden nur zu oft zahlreiche Organismen vernichtet, die verglichen werden können mit den Überlebenden, um auf diese Weise diejenigen morphologischen Verhältnisse, welche die Auslese in den betreffenden Fällen direkt oder indirekt veranlaßten, festzustellen. Ferner könnten künstlich zahlreiche Individuen einer Art ihren natürlichen Feinden oder künstlich erzeugten schädlichen Einflüssen ausgesetzt werden, um zu konstatieren, auf Grund welcher Eigenschaften der eine Teil derselben sich erhält, während der andre vernichtet wird. Es läßt sich feststellen, welche Variationen einer Art besonders in der Jugend sterben und welche durchschnittlich ein höheres Alter erreichen. Mehrere naherwandte Rassen oder Arten können an derselben Lokalität dem Kampf ums Dasein ausgesetzt werden, wobei sich ihre verschiedene Widerstandskraft offenbaren wird. Dieses ganze Forschungsgebiet ist bis jetzt arg vernachlässigt worden, obwohl eine Analyse des Kampfes ums Dasein zu den Grundproblemen des Darwinismus gehört. Nur einige englische und amerikanische Biometriker haben sich desselben angenommen, deren Ergebnisse ich hier erwähnen werde. Eine zusammenfassende Darstellung gab Harris (1911). Ganz besonders aber ist das Gebiet der menschlichen Selektion für eingehende Untersuchungen geeignet, welche auf Grund statistischer, medizinischer und soziologischer Forschungen die Faktoren zu erkennen hätten, welche in der Geschichte und in der Gegenwart die aufsteigende

gerufen werden, obwohl jede Hafenzzeit empirisch festgestellt werden muß. Dasselbe gilt für die Fallgesetze, welche auch nicht direkt aus der Beobachtung abgeleitet werden können, sondern auf theoretischen Erwägungen beruhen. Der Statistiker stellt allgemeine Gesetze auf, deren Richtigkeit nicht zu bezweifeln ist, ohne aber doch wissen zu können, ob sie in einem gegebenen Falle zutreffen. In gleicher Weise entspringt die Beweiskraft der Selektionslehre nicht der direkten Beobachtung, sondern dem logischen Zwange der Folgerungen, die aus sicher ermittelten Tatsachen gezogen sind. Der Darwinismus bleibt demnach eine Theorie, eine Kette von Gedanken, welche durch Deduktion aus den empirischen Beobachtungen abgeleitet werden. Die Theorien sind die höchste Blüte, das eigentliche Endziel der Wissenschaft, denn diese besteht nicht in der Registrierung, sondern in der geistigen Verknüpfung der Tatsachen. Stellt man sich wie Fleischmann (1903) auf den Standpunkt des krassen Skeptizismus und läßt man nur das als wahr gelten, was sich jederzeit ad oculos demonstrieren läßt, so untergräbt man damit jede Wissenschaft. Diese Auffassung haben die Hauptvertreter des Darwinismus nie verleugnet. So schreibt E. du Bois-Reymond (1876, S. 22): »Sofern es um Geltung des Prinzips überhaupt sich handelt, kann uns also gleichgültig sein, ob wir im einzelnen Falle das Wirken der natürlichen Zuchtwahl zu durchschauen und zu beweisen vermögen oder nicht.« Lloyd-Morgan (1890, S. 188) sagt: »Unsre Überzeugung von ihrer Wahrheit und Richtigkeit darf uns nicht gegen die Tatsache blind machen, daß die natürliche Auslese mehr ein logischer Schluß ist als eine Sache der direkten Beobachtung.« Ähnlich hat sich Weismann an verschiedenen Stellen seiner Werke geäußert. Eine derselben (1893, S. 35) sei hier wiedergegeben: »Wir können nur im allgemeinen mit Darwin sagen, daß Selektion durch Häufung ‚kleinster Variationen‘ arbeitet, und daraus schließen, daß diese ‚kleinsten Variationen‘ Selektionswert besitzen müssen. Die Höhe aber dieses Selektionswerts im einzelnen Falle genauer zu bestimmen, ist uns bis jetzt nicht möglich gewesen. Wenn man deshalb mit Herbert Spencer fragt: Glauben Sie, daß ein geringes Plus von Feinfühligkeit der Zungenspitze jemals den Ausschlag darüber gegeben hat, wer untergehen und wer überleben soll, so kann der eine mit dem-

11 Tagen sämtlich und 45 braune auf gruner Unterlage in derselben Zeit bis auf 10 gefressen worden waren. Es folgt hieraus, daß eine »Schutzfarbe« tatsächlich im Kampfe ums Dasein ein sehr wichtiges Schutzmittel darstellt. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Poulton und Saunders (1899) als sie 600 Puppen von *Vanessa urticae* in Oxford, St. Helens (Isle of Wight), Mürren und Visp an Nesseln, Baumstammen, Zaunen, Mauern und am Boden künstlich befestigten und dann, während ungefähr eines Monats verfolgten, wieviele vernichtet wurden und wieviele auschlüpften. In Oxford war das Verhältnis dieser beiden Kategorien 55 : 4, in St. Helens 259 : 119, oder anders ausgedrückt, in Oxford wurden 93%, in St. Helens 68% der Puppen getötet, und zwar hauptsächlich durch kleine Vögel. In den beiden Schweizer Orten dauerte die Beobachtung der Puppen nur wenige Tage, so daß die viel geringere Vernichtungsziffer, welche hier gefunden wurde, nicht einwandfrei ist. Es zeigte sich in England deutlich, daß die Beschaffenheit des Untergrundes bzw. die Sichtbarkeit der Puppe von größter Bedeutung sind. In Oxford schlüpften nur die 4 Puppen aus, welche an Nesseln befestigt waren, alle übrigen auf Rinde, Steinen usw. gingen zugrunde. In St. Helens betrug die Elimination der Puppen auf Zaunen, wo sie leicht ins Auge fallen, fast 92%, hingegen auf Rinde 61%, auf Mauern 54% und zwischen Nesseln 57%.

Hier muß auch der Beobachtungen von Davenport (1908) und von Pearl (1911) an bodenfarbigen Kuken gedacht werden. Ersterer ließ 300 Kuken im Alter von 5—8 Wochen auf einer Wiese frei umherlaufen und zwar 40% weiße, 40% schwarze und 20% bodenfarbige. Nach 2 Stunden waren 24 derselben durch drei Krahen getötet, nämlich 10 weiße, 13 schwarze und 1 bodenfarbiges. Wäre die Elimination rein nach dem Zufall vor sich gegangen, so hatten 9,6 weiße, ebensoviiele schwarze und 4,8 bodenfarbige vernichtet werden müssen. Obwohl die Zahlen etwas klein sind, sprechen sie deutlich für die vitale Bedeutung der Farbung, denn von den besonders auffälligen schwarzen wurden 13mal mehr Individuen getötet als von der Sorte mit Schutzfärbung. Dazu kam, daß unter der letzteren eine Anzahl Tiere mit strichförmigen Flecken (»pencilled«) dem Boden besonders gut angepaßt waren und daß diese alle verschont blieben, obwohl unter ihnen manche schlechte Flieger

Entwicklung oder den Niedergang von Völkern, Rassen und Ständen bedingt haben. Pearson und seine Schüler haben in den letzten Jahren dieses weite Gebiet der menschlichen Selektion mit einigen Arbeiten<sup>1</sup> in Angriff genommen. Außerdem verfügt die Medizin über einen großen Erfahrungsschatz bezüglich der morphologischen Momente, welche auf bestimmte Krankheiten hemmend oder begünstigend einwirken: ein geringer Brustumfang erhöht die Gefahr der Phthise, eine relativ lange Augenhöhle begünstigt die Kurzsichtigkeit, ein schmaler Schädel Zahnverderbnis usw.

a) Studien über natürliche Elimination.

Bumpus<sup>2</sup> (1899) untersuchte 136 Sperlinge, die ein Unwetter am 1. Februar 1898 durchgemacht hatten und von denen 72 sich wieder erholten, während 64 starben. Alte ♂, junge ♂ und die ♀ wurden je für sich verglichen. In allen drei Klassen waren die Überlebenden im Durchschnitt kürzer in der Gesamtlänge, leichter an Gewicht und hatten einen längeren Humerus als die Eliminierten. Bumpus zieht daraus mit Recht den Schluß, daß die betreffenden Tiere infolge ihrer Organisation dem Unwetter erlagen, während diejenigen, welche sich der Norm am meisten näherten, erhalten blieben.

Mehrere Forscher haben sich bemüht, die Wirkung einer Schutzfarbe näher zu analysieren.

Cesnola (1904) suchte das Verhalten der grünen und der braunen Varietät von *Mantis religiosa*, der Gottesanbeterin, in Italien festzustellen. Die grüne wird besonders auf grünem, die braune aufdürrem Gras gefunden. Es wurden nun 45 grüne und 65 braune mit einem Seidenfaden an Pflanzen festgebunden und 17 Tage lang kontrolliert, wobei sich ergab, daß auf gleichfarbiger Unterlage die Tiere unversehrt blieben, während 25 grüne auf braunen Pflanzenteilen schon nach

<sup>1</sup> Das von Dr. Plötz, Dr. Nordenholz und mir begründete Archiv für Rassenbiologie (I, 1904—X, 1913 bis jetzt erschienen) sucht nach dieser Richtung hin alle wichtigen Daten zu sammeln.

<sup>2</sup> Der Aufsatz war mir im Original nicht zugängig. Ich berichte nach einem Referat in Revue scient. 22. April 1899 und nach zwei Aufsätzen von Harris (1911), welcher die von Bumpus gefundenen Zahlen biometrisch verwertet hat.

zustellen, daß die Ausmerzung von der Organisation abhängt. Da aber die langere Antenne und der schlankere Thorax während der Puppenruhe nicht direkt von Nutzen sein können, so äußert sich hierin die größere Lebenskraft nur korrelativ<sup>1</sup> oder indirekt, d. h. ein bestimmter Typus mit bestimmten Dimensionen seiner äußeren Organe überlebt am leichtesten, und je mehr ein Individuum von diesem Normaltypus abweicht, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit der Elimination. Welche Organe aber hierbei die entscheidende Rolle spielen, bleibt noch zu ergründen.

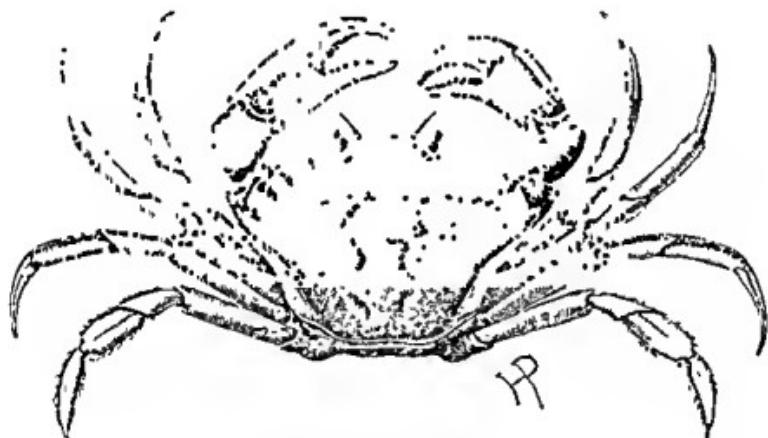


Fig. 51. *Carcinus maenas*, gemeine Strandkrabbe.  $\frac{1}{2}$  natürl. Größe. (Original)

Hierher gehören auch die Untersuchungen von Harris (1911, 1912), aus denen hervorgeht, daß bei dem amerikanischen Strauche *Staphylea trifolia* die asymmetrischen Ovarien seltener zur reifen Früchten werden als die symmetrischen und daß bei der Bohne *Phaseolus vulgaris* besonders schwere und besonders leichte Samen weniger Aussicht haben, zu fruchtbaren Pflanzen heranzuwachsen als solche vom Durchschnittsgewicht.

#### b) Versuche über künstliche Elimination.

Hier liegen eingehende Untersuchungen vor von Weldon (1898) an *Carcinus maenas* (Fig. 51), welcher durch Messung zahlreicher Exemplare von Plymouth feststellte, daß die Mannchen in den Jahren

<sup>1</sup> Vgl. S. 135 Cramptons Prinzip der korrelativen Selektionsbasis.

sich befanden. Nach Pearl bewährt sich die Schutzfärbung aber nicht immer, denn von 3343 Küken der Maine Experiment Station, welche zu den schwarzen oder dunkeleinfarbigen Cornish Games und den hellen gebänderten Plymouth Rocks gehörten, waren die Verluste durch Ratten und Raubvögel in der Zeit vom 1. April bis 1. Oktober 1909 ungefähr gleich groß (etwa 10%), obwohl die letzteren zwischen Gras und Gestüpp viel weniger sichtbar waren.

Crampton (1904) versuchte die Abhängigkeit der Elimination von der Variabilität an dem Ailanthus-Seidenschmetterling *Philosamia cynthia* festzustellen. Er sammelte im Dezember 1899 bei New York im Freien 1090 Kokongespinste und stellte folgendes fest. 93 waren schon ausgeflogen, kamen also nicht weiter in Betracht, ebenso wie 9, welche nicht imstande gewesen waren, die Kokonhülle als fertige Schmetterlinge zu durchbrechen; 55 (4,8%) enthielten tote eingetrocknete Raupen; 623 enthielten äußerlich normale, aber tote Puppen; nur 310 waren noch lebend und wurden im Laboratorium weiter beobachtet. Von diesen ergaben nur 181 oder 16,6% der Gesamtzahl normale Schmetterlinge, so daß also 83,4% im Kampfe ums Dasein unterlegen waren. Dieser hohe Prozentsatz würde in der freien Natur noch gesteigert worden sein, da die Tiere im Laboratorium vor Feinden und Witterungswechsel geschützt waren. Von den übrigen 129 lebenden Puppen ergaben 75 etwas unvollkommene Schmetterlinge (14♂ + 11♀), 38 stark verkrüppelte (18♂ + 20♀), und 16 krochen nicht aus (5♂ + 11♀). Die ♀ scheinen also empfindlicher zu sein als die ♂. Um die Ursache der Elimination etwas aufzuklären, wurde von den 623 toten Puppen und den 310 lebenden eine gleiche Zahl in verschiedenen Details genau gemessen. Bei den ♂ zeigten die überlebenden Puppen einen schlankeren Thorax, und die Antenne war länger, breiter und dicker als bei den eliminierten. Bei den ♀ war diese Abhängigkeit der Elimination vom Bau noch deutlicher und bewegte sich in derselben Richtung wie bei den ♂. Dieselbe Richtung (längerer, schmälerer und höherer Thorax, längere Antennen) war ferner festzustellen bei einem Vergleich der ♂ Puppen, welche normale Schmetterlinge ergaben, mit solchen ♂ Puppen, welche abnormale Imagines lieferten, während bei den ♀ Puppen eine andre Eliminationsgrundlage beobachtet wurde. Als Hauptergebnis ist auch hier fest-

zustellen, daß die Ausmerzung von der Organisation abhängt. Da aber die langere Antenne und der schlankere Thorax während der Puppenruhe nicht direkt von Nutzen sein können, so äußert sich hierin die größere Lebenskraft nur korrelativ<sup>1</sup> oder indirekt, d. h. ein bestimmter Typus mit bestimmten Dimensionen seiner äußeren Organe überlebt am leichtesten, und je mehr ein Individuum von diesem Normaltypus abweicht, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit der Elimination. Welche Organe aber hierbei die entscheidende Rolle spielen, bleibt noch zu ergründen.

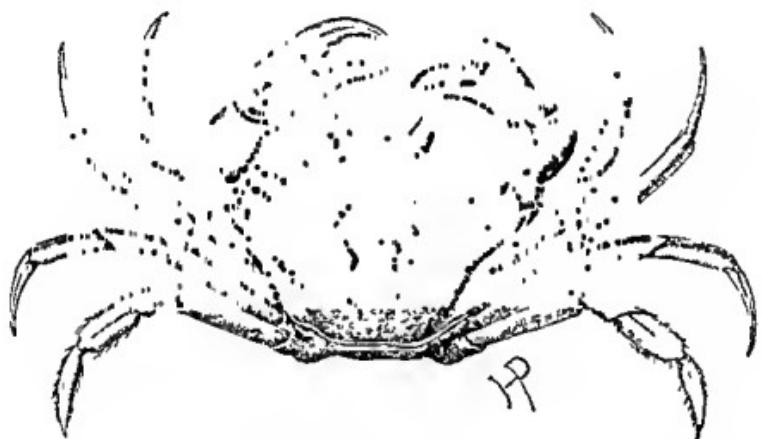


Fig. 51. *Carcinus maenas*, gemeine Strandkrabbe.  $\frac{1}{2}$  naturl. Größe. (Original.)

Hierher gehören auch die Untersuchungen von Harris (1911, 1912), aus denen hervorgeht, daß bei dem amerikanischen Strauche *Staphylea trifolia* die asymmetrischen Ovarien seltener zu reifen Früchten werden als die symmetrischen und daß bei der Bohne *Phaseolus vulgaris* besonders schwere und besonders leichte Samen weniger Aussicht haben, zu fruchtbaren Pflanzen heranzuwachsen als solche vom Durchschnittsgewicht.

#### b) Versuche über künstliche Elimination.

Hier liegen eingehende Untersuchungen vor von Weldon (1898) an *Carcinus maenas* (Fig. 51), welcher durch Messung zahlreicher Exemplare von Plymouth feststellte, daß die Mannchen in den Jahren

<sup>1</sup> Vgl. S. 135 Cramptons Prinzip der korrelativen Selektionsbasis.

1893, 1895, 1898 bei gleicher Länge sukzessive schmalstirniger wurden. Er benutzte Tiere zwischen 10 und 15 mm Länge und berechnete die Stirnbreite, indem er die Länge = 1000 setzte. Mit zunehmendem Alter wächst die Länge mehr als die Breite, so daß jugendliche Individuen relativ breiter sind als ältere. Weldon fand z. B.:

Länge des Panzers	1893	1895	1898
	Breite		
11,9 mm	791,45	786,53	780,09
13,1	776,63	771,61	760,13
14,5	762,60	754,45	744,44

Es muß übrigens betont werden, daß es sich hierbei um recht geringe Differenzen handelt, die wohl nicht immer ganz sicher festzustellen sind. Bei dem letzten Tiere (14,5 mm) würden die Breiten in Millimeter sein 11,049—10,933—10,788, also in 5 Jahren erst eine Verminderung von 0,261 mm. Bei den Weibchen war eine Abnahme der Stirnbreite ebenfalls zu konstatieren, aber in noch geringerem Maße. Für das Jahr 1898 sind die Angaben weniger genau als für 1893 und 1895, weil verhältnismäßig wenige Exemplare (von jeder Panzerlänge ungefähr ein Dutzend) gemessen wurden.

Weldon sieht die Ursache dieser Breitenabnahme darin, daß im Plymouth-Sunde durch einen dem Eingange vorgebauten Wellenbrecher die Wasserzirkulation verringert, gleichzeitig aber das Wasser durch zwei einmündende Flüßchen schlammiger und durch den steigenden Verkehr schmutziger wurde, was zur Folge hatte, daß die für die Respiration weniger günstig eingerichteten breitstirnigen Individuen ausgemerzt wurden. Die folgenden zwei interessanten Experimente führten ihn zu dieser Auffassung. Erstens wurde zu wiederholten Malen eine größere Anzahl von Krabben in ein Seewasseraquarium getan, dessen Wasser mit demselben feinen Kreideschlamm versetzt worden war, wie er sich an dem von *Carcinus maenas* bewohnten Strande des Hafens befindet. Durch einen Motor wurde dieser Schlamm in Suspension erhalten. »In jedem Falle, in dem dieses Experiment mit ebenso oder fast ebenso feinem Schlamm, wie der von Flüssen heruntergeschwemmte, ausgeführt wurde, waren die Krabben, welche starben, deutlich breiter als die Krabben, welche den Versuch überlebten, so daß die Aussicht

einer Krabbe, am Leben zu bleiben, nach ihrer Stirnbreite gemessen werden konnte.» Bei einem solchen Experiment wurden 248 männliche *Carcinus maenas* verwandt, von denen 154 starben und 94 am Leben blieben; bei ersteren war die durchschnittliche Stirnbreite über, bei letzteren unter dem Durchschnitt der 248 Exemplare, ohne daß jedoch der Autor genauere Zahlenangaben über die Höhe der Unterschiede macht. Die Kiemen der Gestorbenen waren mit weißem Schlamm bedeckt, welcher bei den lebenden fehlte.

Zweitens hat Weldon folgenden Kontrollversuch angestellt. Am Strand gesammelte Krabben wurden einzeln in Flaschen gehalten, die mit fließendem Seewasser gespeist wurden. Es erfolgten zuerst eine Anzahl Todesfälle, die wohl so zu erklären sind, daß die Flaschen nicht ganz rein zu halten waren von verfaulter Nahrung und ähnlichen Verunreinigungen, wodurch eine Auslese zugunsten schmalstirniger Tiere bewirkt wurde. Nachdem sich diese letzteren gehäutet und eine neue feste Schale gebildet hatten, stellte sich heraus, daß die abgeworfenen Panzer etwas schmäler, die neuen etwas breiter waren als der Durchschnitt gleich langer freilebender Krabben, ja einige von ihnen waren »remarkably broad«. Dies Resultat war zu erwarten, wenn an der Küste besonders die breiten Individuen ausgemerzt werden.

Weldon schließt aus seinen Beobachtungen und Versuchen, daß wenigstens in diesem Falle die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auf zufällige Variationen (größere oder geringere Stirnbreite) sich messen läßt, und daß die durch sie bewirkte Evolution so rapid verläuft, daß sie innerhalb sehr weniger Jahre beobachtet werden kann.

An diesen Schlüssen hat Cunningham (1899) eine scharfe, wie mir scheint, teilweise berechtigte, aber doch im ganzen zu weitgehende Kritik geübt. Er läßt an diesen doch immerhin sehr dankenswerten Untersuchungen kein gutes Haar, sondern glaubt, alle Tatsachen auf den Einfluß äußerer Faktoren, namentlich Temperatur und Nahrung, zurückzuführen und jede Selektion ausschließen zu können. Dies ist schon deshalb unhaltbar, weil solche Faktoren als direkte Variationsursachen sich wohl nur mit einer Selektion vertragen. Die Abnahme der Stirnbreite von 1893—98 erklärt Cunningham daraus, daß das Wasser

1893 besonders warm, 1895 etwas kälter und 1898 noch kälter war, wodurch das Breitenwachstum herabgesetzt oder auch das Längenwachstum beschleunigt wurde. Eine solche Erklärung kann erst dann akzeptiert werden, wenn durch Experimente wenigstens wahrscheinlich gemacht ist, daß durch Kälte in erster Linie die Breitenentwicklung und erst in zweiter die Länge herabgesetzt wird. Diesen Nachweis hat aber Cunningham nicht erbracht, und an und für sich ist es nicht wahrscheinlich, daß Kälte oder Wärme das Wachstum in einer Dimension mehr behindern oder beschleunigen sollten, als in der andern. Aber selbst wenn dies der Fall ist, so folgt daraus durchaus nicht, daß alle Individuen in gleicher Weise durch die Temperatur beeinflußt wurden und jede Selektion daher unmöglich war.

Nach meiner Meinung darf die an den freilebenden Formen beobachtete Stirnverschmälerung nicht direkt mit den Experimenten verglichen werden. Da es sich bei jener nur um sehr unbedeutende Differenzen handelt, so mag Cunningham recht haben mit der Annahme, daß sie durch wechselnde Existenzverhältnisse hervorgerufen wurden. Aber wir wissen hierüber ebensowenig wie darüber, ob hierbei Selektion im Spiel war oder nicht. Auch dem Häutungsexperiment möchte ich keinen großen Wert beimessen, denn Tiere, die in einer Flasche ungestört und bei reichlichem Futter den neuen Panzer bilden, finden sich — wie übrigens auch Weldon zugibt — unter so ganz andern Bedingungen als im Freien, wo sie, solange die Haut noch weich ist, sich ängstlich verborgen halten und infolgedessen wohl schlecht ernähren, daß die größere Breite der neuen Schale hierdurch bedingt sein könnte. Der Schlammversuch scheint mir hingegen von großer theoretischer Bedeutung zu sein, indem er auf das klarste zeigt, daß kleine Organisationsunterschiede mit einem Selektionswert direkt oder indirekt verbunden sein und als Maßstab für die Auslese dienen können. Welches Organ (eventuell auch mehrere) korrelativ mit der Stirnbreite zusammenhängt und die Selektion veranlaßt, bleibt zurzeit noch unsicher. Die Wahrscheinlichkeit spricht freilich für die Weldon'sche Ansicht, daß bei größerer Stirnbreite mehr Schlamm in die Kiemenhöhle eindringt und die Atmung unmöglich macht. Jedoch fehlen nach dieser Richtung hin noch nähere Angaben.

c) Elimination jugendlicher Variationen.

Weldon (1901, 1904) und Cesnola (1907) haben an Schnecken die Elimination festzustellen gesucht, wobei sie von dem Gedanken ausgingen, daß an jeder alten Schale die ersten Windungen den jugendlichen Zustand dauernd erkennen lassen. Wurden nun die verschiedenen Schalenmaße an jungen Tieren, welche demnach dem Kampfe ums Dasein nur kurze Zeit ausgesetzt gewesen waren, festgestellt, so zeigten sie eine höhere Variabilität als die Jugendwindungen alter Schalen. Dieses Nachlassen der Variabilität muß auf korrelativen, nicht weiter nachweisbaren Eigenschaften beruhen, welche eine besondere Widerstandskraft bedingen, da nicht anzunehmen ist, daß diese kleinen Schalenproportionen selbst über Sein oder Nichtsein entscheiden. Weldon studierte *Clausilia laminata* und *italia*, ohne übrigens bei beiden zu gleichen Resultaten zu kommen, Cesnola hingegen *Helix arbostorum*, wobei sie sich der mühsamen Methode bedienten, die eine Langshälfte der Schalen abzuschleifen, um die Kolumella freizulegen. Weitere Untersuchungen sollten nach dieser Richtung an Schalen gemacht werden, welche in auffälligeren Merkmalen (Färbung, Skulptur) stark variieren.

d) Versuche über Eliminationsunterschiede bei nahverwandten Formen.

Tower (1910, S. 308) hat durch interessante Versuche gezeigt, daß nahverwandte Arten unter denselben äußeren Bedingungen sehr verschieden gedehnen. Fig. 52 zeigt, daß *Leptinotarsa signaticollis* (b) sich von *undecimlineata* (a) durch das Fehlen des Pigments auf den Streifen der Flügeldecken unterscheidet; außerdem besitzen die Larven eine gelbe Grundfarbe und schwarze Rückenflecken, während sie bei *undec.* weiß ohne Rückenflecken sind. Tower setzte beide Arten (210 *sign.*, 354 *undec.*) in Cuernavaca (Mexiko) im Juli 1904 aus und überließ sie sich selbst zur freien Kreuzung, was das Auftreten einer Zwischenform zur Folge hatte. Die folgende Tabelle zeigt, daß *undec.* den Winter 1904/5 sehr schlecht überstand, obwohl es in der betreffenden Gegend heimisch ist und daß nach 3 Jahren *sign.* allein das Feld behauptete.

	Gen. I Aug. 1904	I nach Überwint. Juni 1905	Gen. II Juli 1905	Gen. III Sept. 1905	Gen. IV Juli 1906	Gen. V Sept. 1906	Gen. VI Juli 1907	Gen. VII Sept. 1907
<i>Signaticollis</i>	4518	1027	1244	2452	3275	1823	2255	allein vorhanden
Zwischenform	11744	1744	1192	827	45	6	2	—
<i>Undecimlinea</i>	5091	478	367	218	7	—	—	—

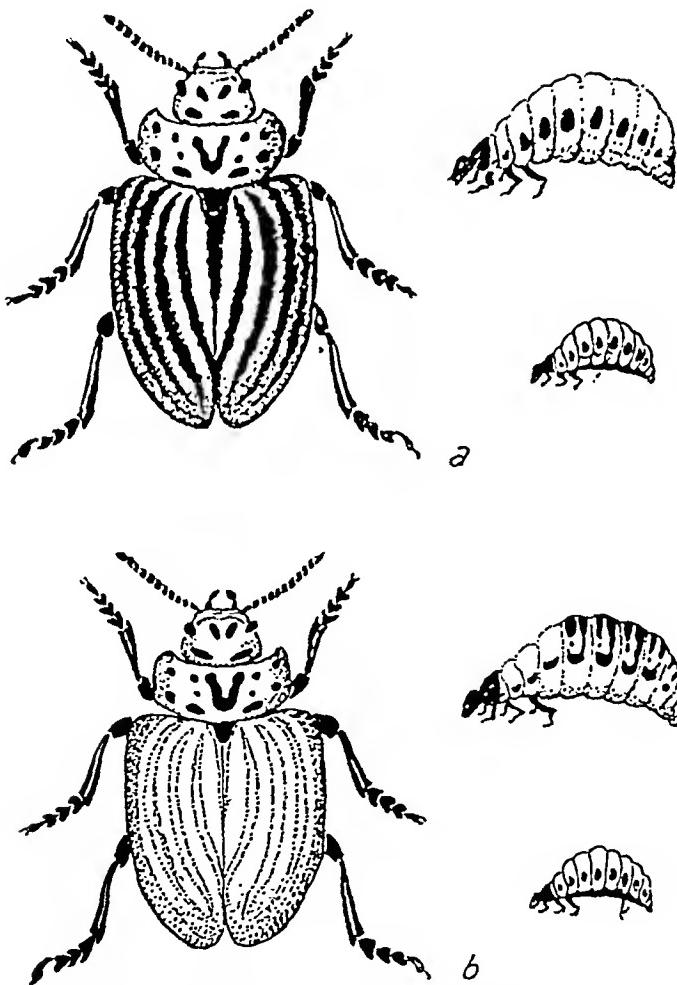


Fig. 52. a *Leptinotarsa undecimlineata*, b *Lept. signaticollis* nach Tower 1910. Die Larven (auf dem zweiten Stadium und erwachsen) haben bei a eine weiße, bei b eine gelbe Grundfarbe.

Welche Bedeutung die lokalen Existenzbedingungen für das Resultat des Kampfes ums Dasein besitzen, geht daraus hervor, daß dieselben zwei Arten in Paraiso zu je 100 Exemplaren ausgesetzt sich ganz anders

verhielten: *sign.* starb sofort aus, die Zwischenform zeigte sich nur vereinzelt und *undecimlineata* war von der Generation III ab allein vorhanden. Tower überließ ferner drei andre nahverwandte Arten (*decimlineata* = A, *oblongata* = B, *multitaeniata* = C) der freien Kreuzung und dem Konkurrenzkampfe und zwar an drei verschiedenen Orten. An jedem war das Resultat ein anderes: auf einer Insel im Balsasflusse (Mexiko) entstand eine Mischform aus allen drei Arten, welche die Oberhand gewann, wie die folgende Bestandliste lehrt:

	A	B	C	Mischform zwischen A u. B	Mischform zwischen A u. C
F <sub>1</sub> Aug. 1905	327	371	142	1439	246
F <sub>2</sub> Sept. 1905	46	101	90	1292	210
F <sub>3</sub> Sept. 1906	7	25	12	Mischform A, B, C 2210	
F <sub>4</sub> Aug. 1907	—	—	—	1877	

In Escamela (Mexiko), 2000 Fuß höher als Balsas, siegte eine Zwischenform zwischen *dec.* und *oblong.*, und im Arizona Desert Laboratory war von F<sub>3</sub> ab nur noch *dec.* am Leben.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen zeigen deutlich, daß der Kampf ums Dasein sich bei manchen Arten und bei bestimmten Altersstufen sehr wohl analysieren läßt, und daß die von der Theorie geforderte hohe Eliminationsziffer in solchen Fällen direkt beobachtet worden ist. Viel schwerer ist es zu ermitteln, welches Merkmal in einer bestimmten Notlage über Leben oder Tod entscheidet. Nach dieser Richtung befriedigen bis jetzt nur die Versuche über Schutzfarben, welche deutlich deren Selektionswert erkennen lassen. Interessant ist, daß bei Spinnern und beim *Ailanthus*-Spinner der Durchschnittstypus manche Gefahren am leichtesten überwindet, vermutlich weil bei ihm das Zusammenspiel der Organe besser funktioniert, als wenn irgendwelche Körperteile extrem nach oben oder unten veranlagt sind.

**Zusammenfassung.** Es ist richtig, daß der in der freien Natur sich abspielende Kampf ums Dasein sich nie in allen Einzel-

heiten genau erkennen läßt. Dadurch wird aber die Selektionstheorie nicht erschüttert, denn erstens werden Naturgesetze nicht durch Induktion, sondern durch Deduktion gewonnen. An den Tatsachen der Variabilität, des Geburtenüberschusses und des Kampfes ums Dasein ist nicht zu zweifeln, und aus ihnen folgt mit logischer Notwendigkeit, daß die Bestorganisierten überleben. Zweitens lassen sich Abschnitte dieses Kampfes in manchen Fällen sowohl in der freien Natur wie im Experiment analysieren, wobei sich immer ergeben hat, daß die Überlebenden bestimmte Merkmale besitzen, denen sie direkt oder indirekt ihre Erhaltung verdanken.

#### Elfter Einwand:

Die Selektionslehre rechnet zu sehr mit dem Zufall und wird dadurch unwahrscheinlich und inexakt.

Dieser Einwand ist von fast allen Gegnern des Darwinismus erhoben wurden. Nägeli kleidet ihn in die Worte (1884, S. 289): »Bezüglich der allgemeinen Bedeutung der Selektionstheorie ist die unbestimmte Wirkung unbestimmter Ursachen und die dem Zufall allzusehr überlassene Entscheidung durch die natürliche Zuchtwahl unserm wissenschaftlichen Bewußtsein weniger zusagend.« Krönig (1874, S. 109) persifliert die Selektionslehre, indem er Sabüchwinski, eine lustige erdichtete Person, durch einen dummen Tölpel an allen möglichen industriellen Erzeugnissen irgendwelche Abänderungen vornehmen und sie dann in den Handel bringen läßt. Er ist fest davon überzeugt, daß er damit viel Glück haben wird, denn, sagt er sich, der Kampf ums Dasein kann nicht viel anders in der Industrie als in der Natur wirken, und ein Dummkopf muß immerhin noch mehr leisten als der blinde Zufall. Endlich sei noch die törichte Behauptung von Driesch (1905, S. 125) registriert, der Darwinismus sei die Theorie, durch Steinwürfe Häuser aufzubauen.

Um die Tragweite dieses Einwandes ermessen zu können, muß man sich darüber klar sein, daß die Worte »Zufall« und »zufällig« in sehr verschiedenem Sinne im allgemeinen Sprachgebrauche verwandt werden,

und daß diese verschiedenen Bedeutungen wissenschaftlich nicht in gleichem Maße zulässig sind. Diese Worte werden im gewöhnlichen Leben etwa in der folgenden Weise angewendet:

1. Um ein zeitliches oder örtliches Zusammentreffen von Ereignissen oder Eigenschaften zu bezeichnen, die in keinem ursächlichen Zusammenhang stehen, oder bei denen dieser Zusammenhang wenigstens unbekannt ist und daher als nicht vorhanden gilt; z. B. wenn zwei Personen sich »zufällig« im Theater treffen; oder wenn ein Physiker die Elastizität zweier Körper untersucht, wobei es ihm gleichgültig ist, ob sie »zufällig« schwarz aussehen oder eine andre Farbe haben.
2. Im Sinne einer unbekannten Ursache oder eines unbekannten gesetzmäßigen Zusammenhangs. Der »Zufall« ist dann das Eingeständnis unsrer Unkenntnis. So spricht Darwin häufig von »spontaneous variations« und meint damit solche, deren Ursachen zurzeit nicht nachweisbar sind. Desgleichen redet der Statistiker von Zufall, wenn er das durchschnittliche Ergebnis von vielen Fällen übersehen, aber nicht den speziellen Fall beurteilen kann. Der Mai ist bei uns gewöhnlich ein schöner Monat, kann aber auch »zufällig« schlecht ausfallen. In diesem Sinne spielt der Zufall eine ungeheure Rolle im Fortschritt der Menschen: der Arzt probiert eine Anzahl Stoffe, bis er »zufällig«, d. h. ohne Kenntnis des inneren Zusammenhangs, das richtige Heilmittel gefunden hat; ähnlich der Chemiker und Techniker.
3. Im Sinne der Wahrscheinlichkeitsrechnung bei sehr geringer Wahrscheinlichkeit; z. B. ist es »Zufall«, wenn jemand in der Lotterie das große Los zieht.
4. Im Sinne eines nicht notwendigen, nicht durch Gesetze bedingten Geschehens. So schreibt der unklare Naturphilosoph J. Reincke: »zufällig nennen wir etwas, was ebensogut auch anders hätte sein können, also nicht notwendig ist.«

In dieser letzteren Auffassung ist der Zufall selbstverständlich für die Naturforschung ausgeschlossen, denn wie schon Demokrit sagte, »nichts geschieht zufällig, sondern alles aus einem Grunde und mit

Notwendigkeit (*ἐν λόγῳ τε καὶ διεπάγεται*). Trotzdem haben manche Naturforscher und Philosophen die Darwinschen Schriften so wenig verstanden, daß sie seine »zufälligen Variationen« als nicht notwendige ansehen und daraufhin die Selektionstheorie verwerfen. Bei Kölliker (1872, S. 26) lesen wir z. B. von der Phylogenie: »Wenn dort (in der Embryologie) die Notwendigkeit regiert, so kann hier nicht der Zufall walten, und braucht es in der Tat gar keiner andern Erwägung, um zur Überzeugung zu gelangen, daß der Grundgedanke von Darwin, der alle Umwandlungen an die zufällige Entstehung nützlicher Varietäten kettet, ein verfehlter ist.« Weiter sagt z. B. Eimer (1888, S. 1 und fast ebenso 1897, S. XI): »Gerade wenn, wie ich anerkenne, die Grundsätze des Darwinismus im ganzen deshalb richtig sind, weil ihre Geltung gesetzmäßig nachgewiesen werden kann, war zu erwarten, daß Gesetzmäßigkeit sich auch in dem Punkte werde feststellen lassen, welchen Darwin dem Zufall preisgegeben hat.« Eimer meint hier Darwins unbestimmte Variabilität im Gegensatz zu seiner Transmutation nach wenigen bestimmten Richtungen. Wie man nun auch hierüber denken mag, es ist jedenfalls unrichtig von Eimer, Gesetzmäßigkeit und Zufall in Gegensatz zueinander zu stellen. Dasselbe gilt von E. v. Hartmann (1875, S. 155), welcher vom Darwinismus sagt, daß durch ihn »als allein entscheidender Faktor für das Zustandekommen der Zweckmäßigkeit der Zufall eingeführt, d. h. mit andern Worten auf eine Erklärung aus gesetzmäßig wirkenden Prinzipien verzichtet wird.« Noch in jüngster Zeit sprach er sich in demselben Sinne aus und betonte: »Gerade die zufällige Entstehung des Höheren aus dem Niederen ist ein Hauptpunkt, der den Darwinismus zu Fall gebracht hat.« Ebenso verfehlt ist der folgende Satz von Wigand (1874, S. 64): Die Selektionstheorie postuliert »als ihre wesentliche Voraussetzung notwendig eine Variabilität, welche nichts andres ist, als die Möglichkeit aller denkbaren Abänderungen, von denen die eine so gut als eine andre auftreten kann, von denen also jede rein zufällig erscheint. Mit dieser Einführung des Begriffs Zufall wird denn der Begriff Gesetzmäßigkeit und damit alle naturwissenschaftliche Erklärung abgeschnitten, denn für eine bestimmte Form, welche als das Werk des Zufalls, nicht aber als das notwendige Erzeugnis der Stammform erscheint, neben welcher

vielmehr ebensogut alle möglichen andern hatten auftreten können, kann natürlich von einer Nachweisung derselben als gesetzmaßige Wirkung einer bestimmten Ursache keine Rede sein.« Es wurde zu weit geführt, alle Fehlschlüsse dieses Satzes zu analysieren, zu dem Wasemann (1904, S. 172) ein modernes Seitenstück liefert, wenn er schreibt: »Die Naturauslese vermag wohl Unzweckmaßiges auszumerzen, aber nicht Zweckmaßiges zu erzeugen. Daher bleibt bei ihr die Entstehung neuer nützlicher Abänderungen, die zur Bildung neuer Arten geführt haben soll, dem Zufall überlassen. Mit einer Zufallstheorie ist aber für die Erklärung der Gesetzmäßigkeiten in der Natur nichts anzufangen.« Ich will hier nur betonen, daß wenn man mit Darwin von einer unbestimmten zufälligen Variabilität spricht, damit nur gesagt ist, daß die Variationen bei den Individuen einer Art sehr verschiedenartig sind, sich bald an diesen, bald an jenen Organen, bald in hohem, bald in geringem Maße, endlich in den mannigfältigsten Kombinationen äußern, so daß damit die Möglichkeit gegeben ist, daß sich eine Spezies nach verschiedenen phyletischen Richtungen hin weiter entwickeln kann, wie es gerade der Wechsel der äußeren Faktoren verlangt. Es ist aber selbstverständlich damit nicht gesagt, daß diese Variationen ohne Naturgesetze oder als Durchbrechungen derselben entstanden sind; jede einzelne hat ihre bestimmte Ursache, und »zufällig« bedeutet in dieser Verbindung nur so viel, wie »aus unbekannten Ursachen«. Zum Beweise zitiere ich aus »Varierer II, S. 284, einen Satz, in dem Darwin von der Naturauslese sagt: »Ihre Tätigkeit hängt absolut ab von dem, was wir in unsrer Unkenntnis spontane oder zufällige Variabilität nennen.« Deshalb ist es grundverkehrt, den Darwinismus, wie es immer wieder geschieht, als inexakt zu brandmarken, weil er »unter der Herrschaft des Zufalls« steht.

Für den ernsthaften Forscher kann der der Selektionslehre gemachte Vorwurf des »Zufalls« nur insofern in Betracht kommen, als damit eine zu geringe Wahrscheinlichkeit gemeint ist. Wenn es wahr ware, daß der Darwinismus mit Faktoren von großer Unwahrscheinlichkeit operierte, so wäre er damit natürlich widerlegt. Wir werden also die diesbezüglichen Einwände gewissenhaft zu prüfen haben. Sie sind, soweit ich sehe, nach zwei Richtungen hin erhoben worden.

Unter-Einwand A: Es ist höchst unwahrscheinlich, daß bei der Vervollkommenung eines Organs stets die für die Selektion jeweils nötige Variation, d. h. die gerade wünschenswerte Anpassung vorhanden ist.

Das Bedenken lautet also, warum entstand immer zur richtigen Zeit die richtige Variation?

Wer solche Bedenken äußert, der spannt, ohne es zu merken, den Wagen vor das Pferd. Die Selektion richtet sich nach der Variabilität, nicht umgekehrt diese nach jener. Ist die Variabilität groß, so hat auch die Selektion eine große Auswahl, ist sie klein, so stehen nur wenige Entwicklungsrichtungen offen, und genügen diese nicht den Anforderungen, welche der Kampf ums Dasein stellt, so stirbt die betreffende Art aus und vermehrt die lange Reihe erloschener Formen, von denen uns die Paläontologie Kunde gibt, um ein neues Glied. Die Erfahrung lehrt, daß im allgemeinen die Variabilität der Organismen eine sehr große ist, daß sie sich an allen Individuen einer Art und an den meisten Organen qualitativ und quantitativ in so ausgesprochener Weise zeigt, daß sie ohne komplizierte Untersuchungsmethoden sich leicht feststellen läßt, und daß keine Sorte von Merkmalen (Größe, Form, Farbe, Zahlenverhältnisse, Konstitutionskraft, Instinkte, Intelligenz, Lebensgewohnheiten) auf irgend einer Lebensstufe vom Ei bis zum letzten Atemzug von ihr ausgeschlossen ist. Dieser in der verschiedensten Weise und Kombination sich äußernden Variabilität ist es zuzuschreiben, daß jedes Individuum als solches in der Regel leicht von andern Individuen derselben Art zu unterscheiden ist. Daraus folgt, daß die individuelle Variabilität »unbestimmt« und »richtungslos«, oder besser ausgedrückt »vielseitig« ist, und daß in einem gegebenen Moment eine gerade wünschenswerte Abänderung unter den Individuen einer sehr volkreichen Art wohl meistens vorhanden sein wird, falls eine solche überhaupt durch eine kleine Variation zustande kommen kann. Wer sich hiervon überzeugen will, studiere unser Hausgeflügel: er wird kein Organ finden, welches nicht nach den verschiedensten Richtungen variiert. Ein in meinem Laboratorium durch Herrn Dr. Smolian ausgeführte Untersuchung über die Färbung von *Arctia caja* zeigt das-selbe, wie auch ein Blick auf die Doppeltafel in der »Vererbungslehre«

über die Farbenrassen der Hausmaus. Die Vielseitigkeit der Variabilität einer Art wird ferner theoretisch gestützt durch die Tatsachen der Konvergenz: wie wäre es denkbar, daß Insekten aus ganz verschiedenen Abteilungen die Gestalt von Ameisen oder Blättern, ferner Schnecken aus den verschiedensten Familien in der Brandung eine ungedrehte napfförmige Schale erhalten, wenn sie nur nach wenigen Richtungen abändern könnten entsprechend ihrer Geschichte und Konstitution! Früher sah man eine Schwierigkeit darin, daß eine bei wenigen Individuen auftretende Variation durch den »verwischenden Einfluß der Kreuzung« im Laufe der Generationen beseitigt würde, und man nahm an, daß für die Umbildung der Arten nur Pluralvariationen (Varietäten) in Betracht kämen, wodurch natürlich die Aussicht sich sehr verringert, daß immer die im Kampf ums Dasein nötige Abänderung in der erforderlichen Individuenzahl vorhanden ist. Durch die Aufdeckung der Mendelschen Regel, welcher so gut wie alle erblichen Variationen folgen, ist diese Schwierigkeit beseitigt worden, da nach dieser Regel eine selektionswertige Abänderung nicht untergehen kann, selbst wenn sie anfangs nur an einem fortspflanzungsfähigen Individuum auftritt, sondern immer zahlreicher werden und schließlich die Oberhand gewinnen muß (vgl. Kap. IV, II, D.).

Wird bei einer Art der Kampf ums Dasein intensiver oder nimmt er eine neue Form an, so wird entweder eine Variation nötig sein, welche in einer Verstärkung (eventuell auch in einer Verminderung) einer schon vorhandenen Struktur besteht, also die schon vorhandene Variationsrichtung um einen Schritt fortsetzt, oder es wird eine ganz neue Abänderung bzw. eine ganz neue Leistung verlangt. Für jeden dieser zwei Fälle kennen wir ein Hdfsprinzip, welches es wahrscheinlich macht, daß unter einer großen Zahl von Individuen die erwünschte Variation auch vorhanden sein wird. Erbliche Plus- und Minusvarianten werden meistens nicht fehlen, weil die Erfahrung lehrt, daß »jeder Teil, welcher einmal variiert hat, meist in derselben Richtung fortvariiert« (Darwin, Var. II, S. 479). Darauf beruht ja gerade die Kunst des Züchters, daß er mit scharfem Auge jeden kleinen Fortschritt, welchen ihm die Natur bietet, bemerkt und zur Nachzucht auswählt. Die neuere experimentelle Erblichkeitsforschung hat jenen Satz Darwins durch den Nachweis

von »Intensitätsfaktoren« bestätigt, welche weit verbreitet sind und zuweilen sogar gleichzeitig in mehrfacher Zahl vorkommen (s. Vbg. S. 77, 153, 172).

Für den zweiten Fall, daß die Art sich vor eine ganz neue Schwierigkeit gestellt sieht, welche nur durch eine neue Leistung überwunden werden kann, darf nicht vergessen werden, daß derselbe Selektionswert, z. B. Schutz vor einem Raubtier, Widerstandsfähigkeit gegen die Gewalt der Brandung, häufig bei den Individuen einer Art durch verschiedene Eigenschaften erreicht werden, und daß derselbe Effekt durch verschiedene Mittel erzielt werden kann, was natürlich sein Auftreten wesentlich erleichtert. Vor einem Raubtier kann sich ein Individuum der verfolgten Art durch einen raschen Sprung, ein zweites durch feines Gehör, ein drittes durch Scharfsichtigkeit retten. Wallace (1893) führt mit Recht aus, daß es für eine Giraffe bei einer Hungersnot nur darauf ankam, möglichst hoch reichen zu können, und daß hierzu verschiedene Mittel dienen konnten, ein langer Hals, lange Beine oder eine lange Zunge, die auch wechselseitig sich eventuell ergänzten. Die auf diese Weise überlebenden Individuen werden dann später durch Kreuzung ihre Eigenschaften aufeinander übertragen und so einen Durchschnittstypus hergestellt haben, der für jene drei Organe einen kleinen Fortschritt im Vergleich zu früher darstellte. Säugetiere können sich auf verschiedene Weise vor Fliegen schützen, durch dichten Pelz (Bären), durch reflektorisches Zucken der Hautmuskulatur (Pferd), durch einen Schwanz mit Endquaste (viele Huftiere), durch einen langen und seitlich beweglichen Hals, mit dem das Tier bis an die Hinterschenkel reichen kann (Guanaco), endlich durch Augenlider und lange, bewegliche Ohren, welche die Fliegen von den besonders gefährdeten Augen verscheuchen. Diese Insekenschutzmittel spielen eine wesentliche Rolle im Habitus vieler Säuger und gestatten daher den Rückschluß, daß bei ihrer Entstehung Selektion im Spiele war. Es können aber hierbei gleichzeitig mehrere Mittel in Betracht gekommen sein, etwa beim Guanaco ein dichter Pelz und ein langer Hals. Für Schnecken, welche in der Gezeitenzone leben, ist es unbedingt erforderlich, daß sie Mittel besitzen, um der vollen Gewalt der Brandung widerstehen zu können. Dieses erreichen manche

Arten durch geringe Körpergröße, welche ihnen erlaubt, sich in Ritzen und Vertiefungen des Gesteins einzuzwängen, die meisten jedoch durch Ausbildung eines kräftigen Saugfußes und einer niedrigen, dachformigen nicht gedrehten Schale, welche der Unterlage angepreßt wird und über welche das Wasser hinweggleitet, ohne einen starken Druck ausüben zu können. So z. B. bei Patellen, Fissurellen, Chitonen, *Concholepas*, *Siphonaria*, *Gadinia*, Calyptraen und andern. Bei der Auslese konnten also gleichzeitig diese drei Momente in Betracht kommen, aber es genugte, wenn das betreffende Individuum eins derselben in ausreichendem Maße besaß. Ich lasse hier noch einige Beispiele folgen, welche zeigen, wie verwandte Arten denselben Selektionswert durch verschiedene Mittel erreichen, denn wir können hieraus schließen, daß auch die Individuen derselben Art häufig den gleichen Gefahren im Kampfe ums Dasein auf Grund verschiedener Eigenschaften entgehen. Dadurch wird die Wahrscheinlichkeit erheblich größer, daß eine jeweilig erwünschte Variation auch vorhanden ist. Derartige differente Charaktere werden später durch Kreuzung der Individuen zu einem Mischtypus<sup>1</sup> führen, oder sie werden, wenn der Wettbewerb im Laufe der Zeit immer schärfere Formen annimmt, eine Spaltung in Varietaten bzw. Arten mit verschiedener Lebensweise bewirken oder endlich untereinander in direkte Konkurrenz treten. Die guten Flieger unter den Vögeln haben sämtlich lange Flugel, indem entweder der Unterarm sich vornehmlich vergrößert (Kuckuck, Ziegenmelker, Taube) oder die Hand (Seeschwalbe, Kolibri, Turmschwalbe) oder der Oberarm (Schwan)<sup>2</sup>. — Während *Tapirus americanus* wie die meisten Säuger durch Niederschlägen des oberen Augen-

<sup>1</sup> Hilgendorf fand z. B. bei der Untersuchung des Steinheimer *Planorbis multiformis*, daß die hohe var. *trochiformis* sich in die niedrige var. *oxystomus* verwandelt, wobei drei Schalencharaktere sich veränderten: die Höhe der Schale, die Form der Umgänge, welche gerundet wurde, und das Peristom, welches einen Saum erhielt. Diese drei Merkmale traten aber zuerst bei verschiedenen Individuen auf und wurden erst allmählich durch Kreuzung auf alle übertragen, denn man findet in der Übergangsschicht die verschiedensten Kombinationen, oder, um Hilgendorfs eigene Worte anzuführen: «Exemplare mit einer noch gut entwickelten Spira, aber mit schon ganz gerundeten Umgängen, andre schon ganz scheibenförmig, aber noch sehr deutlich kantig usw., kurz alle möglichen Zusammenstellungen.»

<sup>2</sup> Siehe Marshall, W., Der Bau der Vögel S. 71.

lids die Fliegen von der Kornea verscheucht, erreicht *Tapirus indicus* denselben Effekt durch starke Rotation des Bulbus. — *Elephas africanus* ergreift sehr kleine Gegenstände mit beiden Rüsselfingern, während der Indier das Vorderende des Rüssels seitlich auf den Boden auslegt, den Gegenstand zwischen die Hautfalten einklemmt, ihn so emporhebt und dann erst in die Rüsselspitze hineinsaffen läßt. — Poulton<sup>1</sup> hat an mehreren Beispielen gezeigt, daß bei Mimikry derselbe Effekt auf sehr verschiedene Weise erzielt wird. Die glasartige Durchsichtigkeit der Flügel wird z. B. hervorgerufen bei der Heliconidengattung *Methona* durch bedeutende Verkleinerung der Schüppchen, bei der Danaide *Ituna ilione* durch Ausfall der meisten Schuppen, bei *Castnia linus* var. *heliconoides* durch Pigmentmangel der an Größe und Zahl unveränderten Schuppen, bei der Pieride *Dismorphia crise* durch Verkleinerung der Schuppen und beim Nachtfalter *Hyelosia heliconoides* durch Pigmentmangel und geringere Zahl der Schuppen. — Bei den Saisonvariationen der Rädertiere muß die größere Sinksfähigkeit in dem warmen Sommerwasser durch Vergrößerung der Oberfläche aufgehoben werden. Dazu wird *Anuraea cochlearis* (Fig. 84) entweder kleiner oder erhält bei der var. *hispida* einen Besatz von Härchen.

Ich möchte noch an einem speziellen Beispiel erläutern, daß die Selektionslehre selbst bei Erklärung der kompliziertesten passiven Anpassungen nicht mit Unmöglichkeiten und Unwahrscheinlichkeiten rechnet, falls wir nur annehmen, daß die betreffenden Bildungen sehr langsam im Laufe ungezählter Generationen entstanden sind. Es mag gleichzeitig zur Erläuterung eines dritten Prinzips dienen, welches uns verständlich macht, warum in so vielen Fällen im entscheidenden Moment eine Vervollkommnung eintritt, und welches ich kurz nennen will die Vielseitigkeit der Verbesserungsmöglichkeit. Stellt der Kampf ums Dasein an ein Organ erhöhte Anforderungen, so gibt es in der Regel mehrere Wege, die zu vermehrter Leistungsfähigkeit führen: ein Auge kann sich in den Retinazellen oder in der Form der Linse oder in den Augenmuskeln vervollkommen, eine Extremität in der Stärke der Muskeln oder in der Artikulation der Knochen usw. Häufig werden

---

<sup>1</sup> Siehe Weismann 1902, I, S. 119.

sogar gleichzeitig viele derartige Verhesserungsmöglichkeiten existieren, und damit steigt die Chance, daß wenigstens eine derselben vorhanden ist, wenn der Kampf ums Dasein die Art hart bedrangt. Während in der Ontogenie eines Organs eine ganz bestimmte Linie eingehalten wird, die vom Einfachen zum Komplizierten führt, ist das nicht der Fall in der Phylogenie, sondern hier setzen die Verbesserungen bald an diesem, bald an jenem Element ein. Als ein spezielles Beispiel wähle ich jene wunderbaren Geschöpfe, die den Eindruck der beiden organischen Naturreiche gleichsam in sich vereinigen, die Blattschmetterlinge. Wer die frappante Ähnlichkeit zum ersten Male sieht, welche zwischen der Unterseite der Flügel der Gattung *Kallima* (Fig. 9) und einem toten Blatte besteht und die sich nicht nur auf die Färbung, sondern auch auf die Form und auf manche Details (Mittelrippe, Seitenrippen, Pilzflecke) erstreckt, dem mag es schwer fallen, sie allein auf Selektion zurückzuführen. Und doch ist zurzeit keine andre Erklärungsweise möglich. Das Wienersche Prinzip der Farbenphotographie durch Körperfarben (1895, 1909), welches für gewisse einfache Schutzfärbungen (Schmetterlingspuppen) von Bedeutung sein mag und von Eimer (1898, S. 476 u. 481) auch hier herangezogen wird, versagt vollständig, denn erstens kann man nicht annehmen, daß der Schmetterling im Puppenstadium durch die Puppenhülle hindurch auf seinen Flügeln die Färbung der Umgebung annimmt, er mußte also ursprünglich diese Übereinstimmung als Imago erworben haben; zweitens ist es undenkbar, daß er sich als fertiger Schmetterling mit zusammengeschlagenen Flügeln zwischen zwei vollständig identischen welken Blättern so gesetzt haben sollte, daß die rechte und linke Unterseite dasselbe Photogramm erhalten; drittens mußten die Flügel nach dem Ausschlüpfen sich zunächst einmal mit Luft füllen und sich ausspannen, und wenn sie so farbenempfindlich waren, so mußten sie hierbei die Färbung der jeweiligen Umgebung, die doch nicht immer ein totes Blatt war, annehmen; viertens erstreckt sich die Ähnlichkeit auch auf die Form, und wenn Selektion diese umgestaltete, so ist nicht einzusehen, weshalb sie nicht auch die Farbe beeinflußt haben sollte; und fünftens wäre, wie Weismann (1902, I, S. 158) mit Recht betont, nicht zu verstehen, warum denn solche Farbenphotographie sich nur auf Tiere erstreckte, die davon Nutzen

lids die Fliegen von der Kornea verscheucht, erreicht *Tapirus indicus* denselben Effekt durch starke Rotation des Bulbus. — *Elephas africanus* ergreift sehr kleine Gegenstände mit beiden Rüsselfingern, während der Indier das Vorderende des Rüssels seitlich auf den Boden auslegt, den Gegenstand zwischen die Hautfalten einklemmt, ihn so emporhebt und dann erst in die Rüsselspitze hineinfallen läßt. — Poulton<sup>1</sup> hat an mehreren Beispielen gezeigt, daß bei Mimikry derselbe Effekt auf sehr verschiedene Weise erzielt wird. Die glasartige Durchsichtigkeit der Flügel wird z. B. hervorgerufen bei der Heliconidengattung *Menthona* durch bedeutende Verkleinerung der Schüppchen, bei der Danaide *Ituna ilione* durch Ausfall der meisten Schuppen, bei *Castnia linus* var. *heliconoides* durch Pigmentmangel der an Größe und Zahl unveränderten Schuppen, bei der Pieride *Dismorphia crise* durch Verkleinerung der Schuppen und beim Nachtfalter *Hyelosia heliconoides* durch Pigmentmangel und geringere Zahl der Schuppen. — Bei den Saisonvariationen der Rädertiere muß die größere Sinkfähigkeit in dem warmen Sommerwasser durch Vergrößerung der Oberfläche aufgehoben werden. Dazu wird *Anuraea cochlearis* (Fig. 84) entweder kleiner oder erhält bei der var. *hispida* einen Besatz von Härchen.

Ich möchte noch an einem speziellen Beispiel erläutern, daß die Selektionslehre selbst bei Erklärung der kompliziertesten passiven Anpassungen nicht mit Unmöglichkeiten und Unwahrscheinlichkeiten rechnet, falls wir nur annehmen, daß die betreffenden Bildungen sehr langsam im Laufe ungezählter Generationen entstanden sind. Es mag gleichzeitig zur Erläuterung eines dritten Prinzips dienen, welches uns verständlich macht, warum in so vielen Fällen im entscheidenden Moment eine Vervollkommnung eintritt, und welches ich kurz nennen will die Vielseitigkeit der Verbesserungsmöglichkeit. Stellt der Kampf ums Dasein an ein Organ erhöhte Anforderungen, so gibt es in der Regel mehrere Wege, die zu vermehrter Leistungsfähigkeit führen: ein Auge kann sich in den Retinazellen oder in der Form der Linse oder in den Augenmuskeln vervollkommen, eine Extremität in der Stärke der Muskeln oder in der Artikulation der Knochen usw. Häufig werden

<sup>1</sup> Siehe Weismann 1902, I, S. 119.

eingestellt haben sollte. Diesen direkten Weg, den etwa ein Maler bei der Zeichnung einer *Kallima* benutzen würde, können die blind walten- den Krafte der Natur nicht eingeschlagen haben. So wie unsre Athleten dieselben komplizierten gymnastischen Übungen verrichten, obwohl sie in Größe, Körperform, Kraft, Schnelligkeit der Auffassung u. a. mehr erheblich voneinander differieren, so erreichten auch die Vorfahren der *Kallima* durch wechselnde Mittel, indem bald die Form, bald die Grundfarbe, bald die Zeichnung etwas blattähnlicher wurde, die jeweilig nötige Höhe der Anpassung und verschmolzen diese dann mehr oder weniger zu einem Mischtypus.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, dieses Paradebeispiel der Mimikry- und Selektionslehre in anderer Weise verständlich zu machen. Am eingehendsten hat sich Eimer (1897, S. 98 bis 128) mit der »Entstehung der Blattähnlichkeit bei den Schmetterlingen« beschäftigt und ein ganzes Kapitel seiner »Orthogenesis« dieser interessanten Frage gewidmet. Er gibt zu, daß die Blattähnlichkeit allmählich entstanden ist, indem die Vorderflügel sich vorn zu der Blattspitze und die Hinterflügel sich hinten zum Blattstiel auszogen und indem einzelne Binden der ursprünglichen Grundzeichnung der Tagsschmetterlinge stärker hervortraten. Fig. 53 ist dem Eimerschen Werk entlehnt worden und zeigt von *Megalura berania* die als primitiv gedeutete zehnbindige Zeichnung, die, nebenbei bemerkt, von manchen Schmetterlingskennern anders aufgefaßt wird. Wie man sieht, laufen die Binden III und IV hier parallel. Bei *Kallima inachis* (Fig. 54)

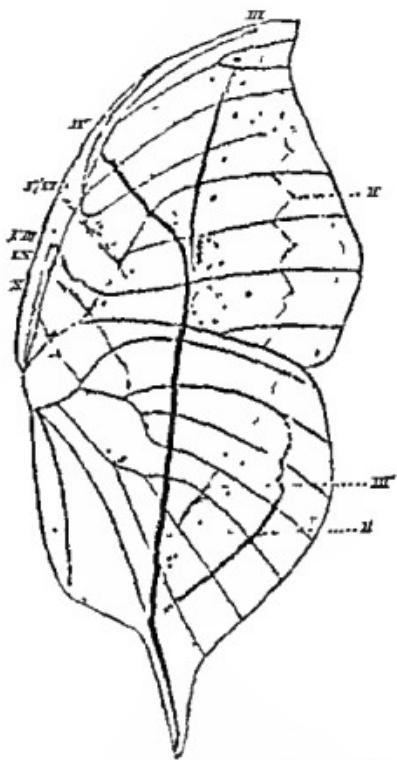


Fig. 54. *Kallima inachis* (Unterseite)  
nach Eimer 1897, S. 102.

treten sie so zusammen, daß sie die Mittel-

haben, und nicht auch auf viele Formen, für die eine sympathische Färbung gleichgültig ist. Es scheint mir auch nicht schwer zu sein, sich die Wirkungsweise der Selektion vorzustellen, wenn man im Auge behält, daß es bei den Vorfahren der *Kallima* immer mehrere Mittel gab, um in einem gegebenen Zeitpunkte die Ähnlichkeit mit einem welken Blatte zu erhöhen. Bei einer Anzahl von Individuen änderte sich die Form etwas in der gewünschten Richtung, bei andern der Grundton der Färbung, bei einer dritten Gruppe traten Spuren der Mittelrippe auf,

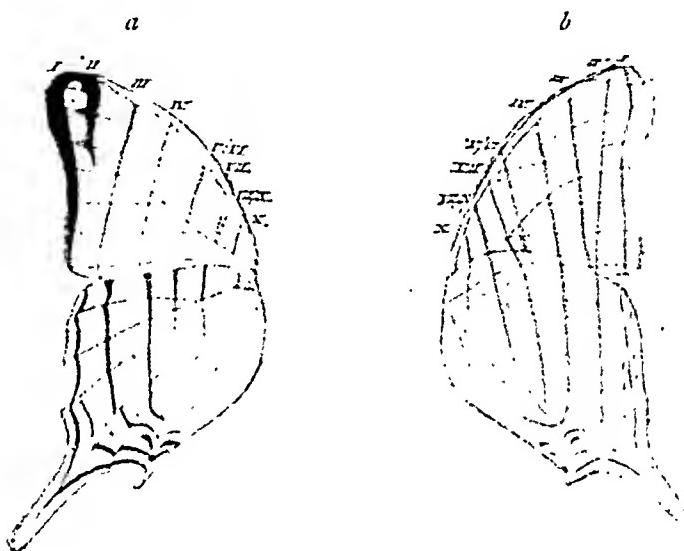


Fig. 53. *Megalura berania* (a Oberseite, b Unterseite) nach Eimer 1897, S. 98.

bei einer vierten Andeutungen der Seitenrippen. Alle derartig bevorzugten Individuen blieben erhalten und erzeugten durch Kreuzung einen Mischtypus. Indem dieser Prozeß durch viele Generationen hindurch andauerte, und die sich langsam steigernde Scharfsichtigkeit der Verfolger (Vögel, Eidechsen) eine immer strengere Auslese hervorrief, entstand schließlich jene fast wie ein Wunder erscheinende Überinstimmung zwischen Blatt und Schmetterling. Diese wurde also nach meiner Auffassung nicht wie Eimer und neuerdings auch Weismann meinen, dadurch hervorgerufen, daß zuerst etwa die Gründfarbe, dann die Mittelrippe, dann die Seitenrippen eine nach der andern auftraten. Bei einer derartigen »orthogenetischen« Entwicklung wäre es kaum verständlich, warum immer die gerade notwendige höhere Stufe sich

mit der Orthogenese, d. h. mit dem Hinweis auf äußere Faktoren als Ursache der Variationen, nicht aus. Solche äußere Reize sind selbstverständlich vorhanden gewesen und werden von niemandem geleugnet. Sie bestanden zweifellos in einer komplizierten Kette von Temperatur-, Feuchtigkeits- und andern Reizen, die in einer ganz bestimmten Reihenfolge nacheinander das Keimplasma beeinflussen mußten, um einen Blattschmetterling zu erzeugen. Aber gerade deshalb ist es unwahrscheinlich, daß alle Individuen eines werdenden Blattschmetterlings dieser bestimmten Reihenfolge ausgesetzt waren. Es werden immer nur einzelne gewesen sein, und erst dadurch, daß der regulierende Einfluß der Selektion hinzukam und diese einzelnen allein zur Fortpflanzung kommen ließ, wird das Endresultat verständlich. Bei manchen Schmetterlingen besteht eine unvollkommene Blattähnlichkeit, indem bald die Flügel nicht die richtige Form haben oder die Mittelrippe unrichtig gestellt oder ungenügend ausgebildet ist (siehe die afrikanische *Kallima rumia*, Fig. 55). Hierin liegt der beste Beweis dafür, daß äußere Faktoren allein nicht ausreichen, um eine vollständige Imitation zu erzielen, und wir müssen annehmen, daß diese Arten anderweitig geschützt sind und daher eine Selektion blattähnlicher Individuen nicht stattfand. Man darf bei diesen Erörterungen nicht vergessen, daß die Mimikry, d. h. die Nachahmung eines andern Organismus in *toto* oder in *parte* sowohl in der Farbe wie in der Form, eine weitverbreitete Erscheinung ist (siehe Fig. 9, wo auch das »wandelnde Blatt« und die »Stabheuschrecke« abgebildet sind). Existierte bloß die *Kallima inachis* in der Natur, so könnte man sich mit der Annahme zufrieden geben, daß der Zufall hier geherrscht habe, wie der Pilatus zufällig die Form eines Gesichts in der Ansicht von Luzern aus zeigt. Mag auch vielfach auf diesem Gebiet übers Ziel hinausgeschossen worden sein, so sind Mimikryfälle

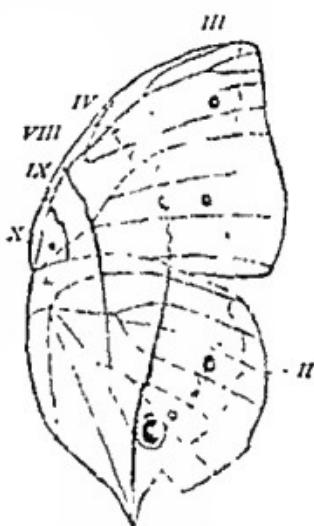


Fig. 55. *Kallima rumia* nach Eimer 1897, S. 100, Fig. 25.

rippe des Blattes bilden. Den Grund hierfür sieht Eimer darin, daß sich die Vorderecke des Vorderflügels in eine Spitze ausgezogen hat, indem der zwischen III und IV gelegene Flügelteil außen bedeutend in die Breite wuchs, nach innen zu aber im Wachstum zurückblieb. Diese Erklärung ist sehr wenig einleuchtend, denn wenn durch ein solches Wachstum auch III und IV am Rande voneinander entfernt würden, so würden sie doch dadurch nicht in der Mitte zur Berührung gebracht, und auch der eigentümliche Knick von IV wird hierdurch nicht erklärt. Ebensowenig wird durch ein partielles Wachstum des Vorderrandes der Hinterflügel die auf diesen eingetretene Verschmelzung der beiden Binden verständlich. Weiter bleiben noch die Entstehung des Blattstiels und die Rückbildung der übrigen Binden der primitiven Zeichnung für die Erklärung übrig. Selbst wenn wir mit Eimer und mit Fischer (1902, S. 478) annehmen, daß das Auswachsen der Vorderflügel spitze durch orthogenetischen, d. h. also durch einen während vieler Generationen andauernden Wärmereiz verursacht wurde, so ist es unverständlich, wie ein derartiger einfacher Faktor die verschiedenen Elemente der Flügel auf der Unterseite (Form, Grundsfarbe und Binden) gerade so umgestalten sollte, daß sie das Bild eines toten Blattes täuschend nachahmen und das alles gerade bei einem Waldschmetterling, der sich, wie Wallace beobachtete, zwischen Blättern zur Ruhe setzt. Diese brauchen durchaus nicht immer welk zu sein, denn selbst wenn der Schmetterling sich zwischen grüne Blätter setzt, so bleibt er unauffällig, weil am lebenden Ast sehr oft das eine oder andre Blatt einmal abstirbt; und ebensowenig braucht er in der Ruhehaltung ganz genau die Form der benachbarten Blätter zu haben, weil ja auch diese an jedem Strauch variieren. Das Küstengestein der Koralleninseln wird durch die Brandung sehr oft zu bizarren Zacken ausgewaschen. Wenn dabei einmal die genaue Figur eines Menschen entsteht, so spricht man von Zufall. Wenn sich dieser Vorgang aber massenhaft abspielen würde, so daß man eine Galerie von Statuen vor sich zu haben glaubte, so wäre es klar, daß der einfache Faktor der Brandung zur Erklärung nicht aureichte, sondern ein zweites Moment im Spiele wäre, welches die Kräfte der Brandung so regulierte, daß immer menschenähnliche Figuren dabei entstanden. Wie in diesem Bilde, so kommen wir auch bei der *Kallima*

Es würde nicht schwer sein, noch an andern Beispielen zu erläutern, daß für eine zu einer gegebenen Zeit erwünschte Verbesserung einer Anpassung den Individuen einer Art nicht selten verschiedene Wege offen stehen, wodurch natürlich die Wahrscheinlichkeit, daß derartige Anpassungen entstehen könnten, sich entsprechend vergrößert. Ein Punkt aber darf nie vergessen werden, daß immer die Variabilität das erste, die Auslese das zweite ist. Traten keine Variationen auf, so erfolgte kein Fortschritt, und wenn der Kampf ums Dasein zu intensiv war, so starb die betreffende Art aus. Streng genommen ist also die Frage: wie war es möglich, daß zur rechten Zeit die rechten Variationen sich einstellten? überhaupt verkehrt gestellt und daher einer richtigen Beantwortung nicht zugängig. Man kann nur sagen: ist eine komplizierte Anpassung durch Selektion hervorgerufen worden, so kann es auch nie an den vom Kampf ums Dasein gerade geforderten Abänderungen gefehlt haben.

**Unter-Einwand B:** Es ist höchst unwahrscheinlich, daß bei der Umwandlung eines komplizierten Organs bzw. eines ganzen Körperabschnitts oder bei der Vervollkommenung von Wechselanpassungen die zahlreichen hierbei notwendigen Abänderungen sich annähernd gleichzeitig einstellen, so daß ein harmonisches Zusammenspiel der Einzelvariationen möglich ist (Koaptationsproblem).

Dieser Einwand, der wie der vorige von vielen Forschern, namentlich von Spencer, Wigand und Nägeli erhoben worden ist, ist im Prinzip von dem Einwand A nicht verschieden, sondern stellt nur eine erweiterte, vervielfältigte Form desselben dar. Er betrifft erstens die vielen Einzelabänderungen, die erforderlich sind, wenn ein kompliziertes Organ (etwa ein Auge) oder ein ganzer Körperabschnitt mit verschiedenen Organen und Geweben (z. B. der Hals der Giraffe, der Vorderkörper des Elches) bei derselben Art auf eine höhere Anpassungsstufe gehoben werden sollen, und zweitens die Vervollkommenung der Wechselanpassungen zwischen verschiedenen Arten oder den Geschlechtern derselben Art. Als Beispiele der letzteren nenne ich die Blumenkelche und die Russel der die Befruchtung vermittelnden Insekten, die männlichen und die weiblichen Kopulationsorgane vieler

(Spannerraupen, welche in Stellung und Aussehen einen Ast imitieren; die myrmeko- und termitophilen Insekten; die Larve des Orthopters *Eurycorypha*, welche zuerst wie eine Ameise aussieht und zwischen diesen vorkommt, später als Imago ein Blatt nachahmt (Vosseler, Z. J. [Syst.] 1908; pflanzenähnliche Phromiden und Mantiden; der Algenfisch *Phyllopteryx*) doch so häufig, daß sie einer naturwissenschaftlichen Erklärung bedürfen, und diese kann bei nüchterner Überlegung nur in dem Selektionsprinzip gefunden werden. Das geben selbst solche Forscher zu, welche der Mimikrylehre sehr skeptisch gegenüber stehen, in dem berechtigten Wunsche, sie von allen nicht auf wirklicher Beobachtung beruhenden »Scheinfällen« zu säubern. So sagt Werner (1908, S. 601): bei der Formmimikry »müssen wir der Selektion wohl einen von vornherein weiteren Spielraum zugestehen«. Ich frage, wenn wir hier die Wirksamkeit der natürlichen Zuchtwahl anerkennen müssen, weshalb soll sie dann bei der Entstehung einer Schutzfarbe nicht auch tätig gewesen sein? Fast immer handelt es sich auch in solchen Fällen um mehrere unabhängige morphologische und psychische Elemente (Ordensbänder, *Catocala*, haben auf den Vorderflügeln eine Rindenfarbe; aber sie setzen sich auch auf Rinde und decken ihre bunten Hinterflügel zu), deren Kombination nicht einfach aus äußeren Faktoren, sondern nur durch Selektion zu erklären ist. Neuerdings hat ein anderer Entomologe (Piepers 1902 und ausführlicher 1903, S. 261 und 1907) einen energischen Feldzug eröffnet gegen die Erklärung der Mimikry durch Selektion, wobei er ganz in Eimerschen Bahnen wandelt. Färbung und Zeichnung der Schmetterlingsflügel sind nach ihm das Resultat einer orthogenetischen Evolution, und zwar gehen alle einzelnen Elemente eines *Kallima*-Flügels unabhängig voneinander ihre eignen gesetzmäßigen Bahnen. Erstaunt fragt der Leser, wie denn trotzdem ein solcher mit Lebensweise und Umgebung harmonierender Effekt entstehen konnte, und erhält darauf die Antwort (1902, S. 350): »Der Zufall allein kann solch ein Zusammentreffen zustande bringen«. Es entbehrt nicht einer gewissen Komik, daß ein enragierter Gegner der Selektionslehre sich an denselben Rettungsanker »Zufall« anklammert, der sonst immer den Darwinisten zum Vorwurf gemacht wird. In diesem Falle bedeutet der Zufall so viel wie Verzicht auf jede Erklärung.

Zeitraum verteilen konnten, denn mit der Länge der Zeit wächst die Wahrscheinlichkeit des Auftretens, und es liegt ferner nicht vor, wenn nur einige wenige Abänderungen verlangt werden, denn eine ausgiebige Variabilität wird auch hierfür sorgen können. Die simultane harmonische Abänderung zahlreicher Elemente bildet demnach das Problem.

---

Für die Beurteilung dieses Problems ist es von größter Bedeutung, welchen Standpunkt man in der Vererbungsfrage einnimmt, ob man

I. somatogene (siehe Einleitung, S. 10) Erwerbungen mit Lamarck,

Darwin, Spencer, Haeckel und vielen andern für erblich hält, oder

II mit Weismann, Wallace, de Vries als nicht übertragbar ansieht (Neodarwinismus).

I. Sehr viele Koaptationen oder gleichsinnige Abänderungen betreffen Organe und Gewebe, welche durch Gebrauch gestärkt oder durch Nichtgebrauch geschwacht werden, und sind die Wirkungen solcher funktionellen Reize erblich und gehen sie, wenn auch nur zum geringen Teile auf die Nachkommen über, so bereiten derartige Fälle dem Verständnis keine Schwierigkeiten. Wurde z. B. aus irgend einem Grunde das Ge-weiß des Riesenhirssches größer und schwerer, so übte es einen Reiz auf die Stirnknochen aus und veranlaßte eine Verdickung derselben. Der starker Zug des Nackenbandes wirkte in derselben Weise auf die Processus spinosi der Wirbelsäule, und die Muskulatur des Halses und der Vorderextremitäten wurde durch das größere Gewicht des Kopfes mehr in Anspruch genommen und deshalb starker ausgebildet. Alle diese kleinen individuell erworbenen Variationen gingen zum geringen Bruchteile auf die nächste Generation über, und so entstand nach einer gewissen Zeit ein Geschlecht von Riesenhirschchen, bei dem von Geburt an alle Teile in Harmonie standen. Spencer hat in seinen Schriften dieses Beispiel, ferner dasjenige des Halses der Giraffe und der Umwandlung eines laufenden Säugetiers in ein springendes mit großem Nachdruck hervorgehoben, um daraus den Schluß zu ziehen, daß sie ohne die Annahme der Übertragbarkeit somatogener Eigenschaften nicht erklärbar

Tiere, z. B. der Papilioniden, die Anpassungen der myrmekophilen und termitophilen Tiere an ihre Wirte, diejenigen der symbiotischen (parasitischen oder mutualistischen) Arten an ihre Träger und bei Mimikry der imitierenden Spezies an die geschützte. Wenn bei derartigen in Wechselbeziehung zueinander stehenden Arten die eine abändert, so muß die andre ihr folgen. Es ergibt sich daraus die Frage: wie ist in allen solchen Fällen eine Koaptation (Koordination), d. h. eine harmonische Abänderung der zu einer physiologischen oder biologischen Leistung zusammenwirkenden Teile, möglich? Wie kommt es, daß, wenn das Geweih des Riesenhirsches größer und größer wird, die Schädelknochen sich verdicken und das Nackenband und die Vorderbeine kräftiger werden (Spencer)? Bei der allmäßlichen Vergrößerung des Giraffenhalses mußte das ganze Skelettsystem und damit auch viele innere Organe in Mitleidenschaft gezogen werden. Hunderte von kleinen Abänderungen waren notwendig. Wie kam es, daß sie alle gerade in der wünschenswerten Weise sich vollzogen? Wenn die Blumen sich aus irgend einem Grunde verlängerten, so mußten auch die Insekten längere Rüssel erhalten, um die am Grunde der Kelche befindlichen Nektarien erreichen zu können. Gleichzeitig mußte sich auch der Saugapparat des Ösophagus verändern. Wie kam es, daß diese Umänderungen bei zwei ganz verschiedenen Organismen, bei einem Tier und einer Pflanze, sich pari passu vollzogen?

Es ist klar, daß eine theoretische Schwierigkeit erst dann vorliegt, wenn die abändernde Art gleichzeitig eine größere Anzahl von bestimmten Variationen darbieten muß, damit die betreffende Anpassung zustande kommt, denn nur in der Gleichzeitigkeit des Auftretens zahlreicher Abänderungen liegt die Unwahrscheinlichkeit. Hierbei brauchen wir freilich unter »gleichzeitig« nicht bloß an eine Generation zu denken, sondern können diesen Begriff auf einige aufeinanderfolgende Generationen ausdehnen, da ja das Aussterben einer Art nie innerhalb einer Generation stattfindet. Das Koaptationsproblem liegt aber nicht vor, wenn die einzelnen Elemente der Anpassung (z. B. einer Schutzfärbung) in ihrem Auftreten unabhängig voneinander waren, also keine feste Reihenfolge einzuhalten brauchten und sich über einen langen-

vermögen innewohnt, welches ein harmonisches Wachsen und Variieren zusammengehöriger Teile bewirkt. Wird eine Pflanze in sehr stark gedunghen Boden versetzt, so kann sie zu riesiger Größe anwachsen, wobei alle Teile sich proportional verändern, also der Habitus der gleiche bleibt. Laßt man Insektenlarven hungern, so entstehen sehr kleine geschlechtsreife Formen, aber alle Organe zeigen das richtige Größenverhältnis. Die einzelnen Organe sind also gleichsam aufeinander abgestimmt und nehmen in ihrem Wachstum aufeinander Rücksicht. Ich habe diese Form der organischen Zweckmäßigkeit oben (S. 12) als »Einheitlichkeit der Organisation« bezeichnet, während Darwin (Var. II, S. 335) sie die »koordinierende Kraft der Organisation« nennt. Fehlt dieses Vermögen einmal einem Individuum, so wird dasselbe sofort zum Krüppel und wird dann durch die Selektion ausgemerzt. Verlangerte sich also bei den Giraffen der Hals, so darf man annehmen, daß wenigstens bei vielen Individuen alle Teile desselben daran partizipierten, wobei natürlich kleine individuelle Unterschiede nicht fehlten. Vergrößerte sich das Geweih des Riesenhirsches, so kam die hierzu nötige Vermehrung an Kalksalzen allen Schadelknochen zugute, d. h. der ganze Schädel wurde entsprechend fester. Wie diese Fähigkeit kausal aufzufassen ist, läßt sich zurzeit noch nicht sicher entscheiden, aber ich halte es für unrichtig, darin eine mystische vitalistische Kraft zu sehen, sondern begnüge mich mit der Tatsache, daß entweder die Teile eines Organs oder Körperabschnitts in der Regel auf denselben Nahrungsstrom angewiesen sind, oder daß ein starker wachsendes Element auf seine Umgebung durch Druck oder Zug einen Reiz ausübt, woraus gleichsinnige Variationen resultieren müssen. Nach dieser Auffassung braucht also nur ein Element infolge blastogener Variation stärker zu wachsen, damit die Nachbarelemente somatogen und gleichsinnig beeinflußt werden. Weiter kann man sich vorstellen, daß die Determinanten eines Organs im Keimplasma zusammenliegen und durch denselben Reiz alle adäquat verändert werden, was dann eine harmonische erbliche Variation aller Elemente des Organs bewirken wird. Oder wir akzeptieren den Gedankengang, welchen Holmes (1904) in einem interessanten Aufsatz ausgeführt hat, daß die Teile eines Organismus gegenseitig voneinander abhängig sind, weil jeder die Reize oder die Tätigkeit der

seien und der Weismannsche Standpunkt daher aufgegeben werden müsse. In dem gleichen Sinne haben sich immer und immer wieder die amerikanischen Lamarckianer, unter denen die Paläontologen prävalieren (Cope, Ryder, Osborn, Hyatt, Dall) geäußert. Osborn (1892, S. 556) führt z. B. aus, daß allein beim Menschen ungefähr 20 Organe sich in progressiver und 30 in regressiver Entwicklung befinden, was natürlich involviert, daß zahlreiche Elemente in Umwandlung begriffen sind. »Aber die Chancen sind Unendlichkeit zu eins dagegen, daß eine solche (passende) Kombination stattfindet, wenn nicht die Variationstendenzen reguliert und bestimmt werden, wie die Lamarckianer annehmen, durch die Vererbung der individuellen Tendenzen.« 1891 (S. 211) sagt er mit Bezug auf die Ergebnisse der Paläontologie: »die erdrückende Majorität von Variationen, die in den fossilen Reihen beobachtet werden, tritt auf längs den Linien des Gebrauchs und Nichtgebrauchs«. Das Charakteristische dieser Auffassung liegt also darin, daß nach ihr somatogene Eigenschaften im Laufe der Generationen zu blastogenen werden können.

II. Im Gegensatze hierzu rechnen Weismann, Wallace und ihre Anhänger nur mit Eigenschaften blastogenen Ursprungs, leugnen aber natürlich nicht, daß die Übung manchen angeborenen kleinen Mangel während des Lebens auszugleichen vermag. Je mehr Elemente in einem gegebenen Falle harmonisch abändern müssen, um so mehr Individuen werden geboren werden, welche den Anforderungen nicht genügen und die zugrunde gehen. Komplizierte Koaptationen werden nur durch eine sehr intensive Auslese, durch ein sehr großes, in manchen Fällen vielleicht enorm hohes Verlustkonto erkauft werden. Erleichtert wird diese Auffassung durch folgende Momente, welche das Vorhandensein der erwünschten Kombinationen von Variationen wahrscheinlich machen:

i. die simultane korrelative Variabilität, also die Tatsache, daß Organe, welche zusammen funktionieren, sehr häufig in gleichem Sinne abändern. Werden z. B. zwei Extremitätenknochen länger, so verlängern sich auch die zugehörigen Muskeln, da die Ansatzstellen derselben sich nicht verändern. Ebenso werden die Nerven und Blutgefäße länger. Zahlreiche Beobachtungen der Züchter bestätigen, daß jedem Organismus bis zu einem gewissen Grade ein Selbstregulierungs-

meint er, ist nicht einzusehen, warum nicht die aktiven den gleichen Ursprung haben sollten. Solche harmonische Anpassungen passiv funktionierender Teile findet Weismann auf zwei großen Gebieten, nämlich in den mannigfachen Anpassungen des Chitinskeletts der Arthropoden und in dem Bau der fortpflanzungsunfähigen Arbeiterinnen von Bienen und Ameisen. Hinsichtlich der letzteren bin ich mit Weismann überzeugt, daß ihre morphologischen und instinktiven Anpassungen nur durch Selektion zu erklären sind, denn jene treten erst an den Imagines nach der letzten Häutung auf, so daß also Gebrauchswirkungen ausgeschlossen sind, und die zweckmaßigen Handlungen müssen auf Instinkten und damit auf Selektion beruhen, weil die jungen Bienen von den alten nicht lernen und keine Tradition bei ihnen vorkommt (s. von Butt, 1900, S. 74). Da die Staaten der sozialen Insekten aber zweifellos sehr allmählich entstanden sind (s. von Butt, 1903), so werden auch ihre Anpassungen Schritt für Schritt erworben worden sein, und für das eigentliche Koaptationsproblem scheiden sie daher aus. Da die Arbeiter der Bienen und Ameisen ganz überwiegend steril sind und trotzdem über viele körperliche und instinktive Anpassungen verfügen, so ist von Darwin und andern die Ansicht geäußert worden, daß eine Selektion ganzer Nester stattgefunden habe: nur diejenigen mit zweckmäßig veränderten Arbeitern seien erhalten geblieben, die andern zugrunde gegangen. Damit würde aber die Wahrscheinlichkeit geringer, daß solche Nester vorhanden sind, in denen alle drei Individuensorten die richtige Kombination von Eigenschaften besitzen. Daher neige ich mehr der Auffassung zu, daß die meisten Anpassungen der Arbeiter an Brutpflege und Wohnungsbau zu einer Zeit erworben wurden, als sie noch vermehrungsfähig waren. Die Bienen- und Ameisenstaaten haben sich, wie v. Ihering (1911) betont hat, aus geselligen Verbänden entwickelt. In solchen verlor ein Teil der ♀ die Vermehrungsfähigkeit und wurde zu Arbeitern, weil sie in der Jugend anders ernährt wurden, was auf die ganze Organisation einwirkte. Durch Königinfutter kann bekanntlich noch jetzt aus einer Arbeiterin ein echtes ♀ erzogen werden. Auch gilt die vollständige Sterilität nur für die Honigbiene, aber nicht für die Arbeiterinnen der Ameisen und Termiten.

andern nötig hat. Wächst ein Element in exzessiver Weise, so schädigt es damit die Nachbarelemente, und deren Rückbildung wirkt dann wieder hemmend auf die eigne Entwicklung. Im Sinne des Vitalismus braucht also jedenfalls die simultane korrelative Variabilität nicht ausgelegt zu werden.

2. nehmen jene Forscher, wie auch Darwin (Var. II, S. 252—255) an, daß viele harmonische Abänderungen allmählich entstanden sind, so daß der Selektion Zeit verblieb, bald dieses, bald jenes Anpassungselement zu verbessern. Dann handelt es sich natürlich nicht mehr um das Koaptationsproblem in dem oben definierten Sinne, sondern es liegt der sub A. diskutierte Fall in vielfacher Wiederholung vor, und es können die dort besprochenen Erklärungsprinzipien herangezogen werden. Bei der allmäßlichen Vergrößerung des Hirschgeweihes blieb vielleicht zuerst eine entsprechende blastogene Verstärkung der Nackenmuskeln aus, wurde aber statt dessen durch Übung erworben (vgl. S. 142). Die Gebrauchswirkung läßt sich jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte steigern, und es mußte also schließlich ein Moment kommen, wo das schwere Geweih bloß von solchen Tieren getragen werden konnte, die durch blastogene Variation die erforderlichen Nackenmuskeln erhalten hatten. Alle übrigen wurden ausgererzt. Diese Annahme einer sehr langsamen Vervollkommenung läßt sich für viele komplizierte aktive Organe machen, und für diese trifft dann jener Einwand nicht zu. Sie gilt aber auch für manche passive Anpassungen, denn wie das oben (S. 203) ausführlich besprochene Beispiel der *Kallima* zeigt, brauchen auch bei diesen die verschiedenen Elemente der Anpassung nicht immer simultan entstanden zu sein.

Weismann (1902 II, S. 95 ff.) hat das Koaptationsproblem zu einem Prüfstein seiner Vererbungslehre gemacht, und obwohl ich auf diese erst später ausführlich eingehen, so sei dieser Punkt seiner Argumentation hier vorweg genommen. Er sieht einen schwerwiegenden Beweis gegen die Lamarcksche Auffassung in solchen Koaptationen, die an rein passiv wirkenden Organen beobachtet werden, bei denen also eine Gebrauchswirkung ausgeschlossen ist. Sie können nur durch Selektion entstanden sein, und wenn es sicher ist, daß auf diesem Wege komplizierte passive Koaptationen gebildet worden sind, so

daher eine Verdickung des Panzers, während solche Partien der Epidermis, welche wie an den Gelenken oder am *Pagurus*-Hinterleib in der Schneckenschale, häufig gedehnt werden, weniger sezernieren und daher zu einer dnnen Chitinschicht führen. Bei den Krustazeen mit ihren wiederholten Hautungen können auf diese Weise sehr viele Anpassungen, welche sich in der Form der Gelenke und Glieder, in Scheren mit Zahnhöckern und dergleichen äußern, im engsten Anschluß an die Funktion und teilweise durch diese hervorgerufen worden sein. Damit soll nicht gesagt sein, daß Selektion nicht auch hierbei mitgewirkt hat. Die mechanischen Ursachen, die beim Gebrauch entstehenden Reize sind bei weitem nicht vielseitig genug, um die riesige Fülle von Stacheln, Haken und andern Bildungen und ihre meist symmetrische Anordnung auf beiden Seiten zu erklären, welche an den Extremitäten und am Körper der Krebse zu beobachten sind. Aber Gebrauch und Lebensweise können die Grundform der betreffenden Gliedmaße geschaffen haben, und das feinere Detail, die kleinen Verteidigungstacheln an exponierten Punkten, die Bürsten zum Abputzen des Sandes und dergleichen sind dann durch Selektion auf Grund der individuellen Variabilität hinzugefügt worden. — Bei den Insekten sind solche Anpassungen, die erst bei der Imago auftreten, wie die Stridulationsapparate der Ameisen und Heuschrecken und die Putzscharte der Bienen (Fig. 56), nur durch Selektion zu erklären. Hierin stimme ich mit Weismann vollständig überein. Aber niemand kann behaupten, daß es sich hierbei stets um komplizierte Einrichtungen handelt, und wenn sie kompliziert sind, so bleibt erst zu zeigen, daß ihre Elemente gleichzeitig aufgetreten sein müssen und nicht nacheinander erworben werden konnten. Sie bestehen häufig nur aus einigen wenigen Elementen und konnten

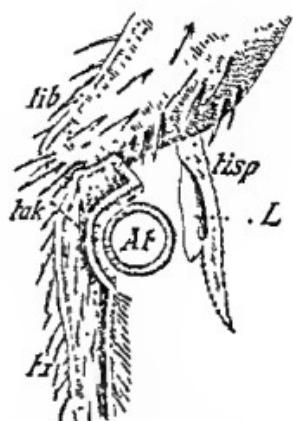


Fig. 56. Putzscharte am Bein einer Biene (*Nomada*). Das Ende der Tibia (*tb*) trägt einen Sporn (*hisp*) mit einem Lappen *L*. „it Querschnitt des Fühlers, welcher zur Reinigung in eine Vertiefung des ersten Tarsalgliedes (*t1*) gedrückt und hier hin und her gezogen wird. *tak* Kamm der Vertiefung. (Nach Weismann 1912, II, Fig. 102)

Betreffs des zweiten Gebiets, der zahllosen Anpassungen des Arthropodenskeletts, scheint mir Weismann zu weit zu gehen, wenn er die Möglichkeit einer Gebrauchswirkung völlig bestreitet. Betrachten wir uns seine Beispiele etwas genauer. Nach Weismann ist das Chitinskelett so starr und dick, daß es durch Muskelzug oder äußere mechanische Einflüsse nicht verändert werden kann. Treten neue Zähne, Borsten, Stacheln und dergleichen an ihm auf, so bilden sie sich vor dem Abwerfen der alten Haut und fangen erst an zu funktionieren, wenn sie nach beendeter Häutung hart geworden sind. »Stets mußten die Abänderungen in der phyletischen Entwicklung durch Keimesvariationen veranlaßt werden, die die Abänderung in dem betreffenden Lebensstadium von innen heraus bewirkten. Der abgeänderte Teil aber konnte erst funktionieren, nachdem er bereits fest und unveränderlich geworden war.« Hiergegen ist zunächst zu sagen, daß das Chitin keineswegs immer so dick und fest ist, daß äußere Reize nicht auf die Epidermis einwirken und diese zu vermehrter Ausscheidung oder zur Resorption anregen könnten. Die Elytre eines Käfers oder eine dicke Hummerschere mögen als starr gelten, aber sie stellen Ausnahmen dar und ändern nichts daran, daß das Chitin im allgemeinen einen gewissen Grad von Nachgiebigkeit besitzt. In der Hauptsache hängt die Umbildungsfähigkeit aber nicht von der Stärke oder Weichheit des Panzers, sondern davon ab, ob die Epidermis durch äußere oder innere Reize so beeinflußt werden kann, daß sie bei der nächsten Häutung ein verändertes Produkt erzeugt, und diese Möglichkeit scheint mir unbestritten<sup>1</sup> zu sein. Wird die Epidermis durch Muskelzug von innen oder wiederholte Druckstöße von außen oder sonst irgendwie gereizt, so verändern sich ihre Zellen, und die Folge wird sein, daß bei der nächsten Häutung die Chitinausscheidung in veränderter Form erfolgt. Gleichmäßiger Druck und Druckstöße bewirken vermutlich eine intensivere Sekretion,

<sup>1</sup> Der Hinterleib der Bernhardkrebse ist prall mit Blutflüssigkeit gefüllt, und die Haut wird daher durch diesen inneren Druck ausgedehnt und bleibt dünn. Przibram (1907) faßt diese Erscheinung als ein Drucködem auf, weil das Chitin fester und die Segmentierung deutlicher wird, wenn die Tiere ohne Gehäuse gehalten werden. Bei solchen Tieren bleibt aber der Hinterleib auch nach späteren Häutungen asymmetrisch eingerollt, und seine Anhänge bleiben rudimentär.

rationen, indem die einzelnen Elemente relativ unabhängig voneinander auftraten, wie ich dies oben (S. 203 ff.) für den *Kallima*-Flugel geschildert habe. Gunther (1904, S. 197) weist auf die Mundteile einer Mücke hin, bei der mindestens acht Teile in gleichsinniger Weise umgeändert seien und sieht darin einen ebenso komplizierten Vorgang wie er sich bei den Koaptationen des Riesenhirsches abspielte. Das ist meines Erachtens eine arge Übertreibung. Beim Muckenrüssel sind die typischen Mundteile und der Hypopharynx der Insekten einfach alle in die Länge gestreckt worden, vermutlich dadurch, daß der ganze Determinantenkomplex des Rüssels im Keimplasma von demselben Reiz' getroffen wurde (vgl. S. 213). Dies ist eine sehr einfache Veränderung im Vergleich zu der Umgestaltung des ganzen Vorderkörpers und des ganzen Ernährungsapparats beim Riesenhirsch.

Wir gelangen somit zu dem Resultat, daß alle passiven Anpassungen, welche als echte Koaptationen angesetzen werden müssen, einfacher Art sind und sich nicht an Kompliziertheit messen können mit vielen aktiven Koaptationen, z. B. mit den harmonisch zusammenwirkenden Teilen des Wirbeltierskeletts. Es tritt uns hier ein bedeutsamer Unterschied zwischen passiven und aktiven Anpassungen entgegen, auf den ich im Kapitel über Vererbung zurückkommen werde.

Ich habe im vorstehenden zu zeigen versucht, welche Schwierigkeiten das Problem der Koaptationen darbietet, und daß eine Entscheidung, ob sie nur mit Hilfe der Selektion zu erklären sind oder ob auch den Lamarckschen Faktoren des Gebrauchs bzw. Nichtgebrauchs in gewissen Fällen ein bestimmender Einfluß einzuräumen ist, noch aussteht.

Welche von diesen beiden Auffassungen hat nun die größere Wahrscheinlichkeit für sich, diejenige von Darwin und den Lamarckianern oder diejenige der Ultradarwinisten Weismann und Wallace? Zunächst sei hervorgehoben, daß beide in wichtigen Punkten übereinstimmen. Auch die Lamarckianer können die Selektion nicht vollständig beseitigen, denn erstens ist sie für die passiven Anpassungen unentbehrlich und zweitens wirken Übung und funktionelle Reize auf verschiedene Individuen sehr verschieden ein, wie jeder weiß, der sich in einer Turnhalle oder einer Radfahrlehrbahn etwas umgesehen

daher ohne Schwierigkeit durch Selektion harmonisch abgeändert werden, denn bei einer individuenreichen Art wird es nie an Tieren mit einer Kombination günstiger Variationen gefehlt haben. Die übrigen von Weismann erwähnten Beispiele befriedigen aber keineswegs. Beim Grabbein der *Gryllotalpa* (Fig. 57) ist Gebrauchswirkung nicht ausgeschlossen, denn schon die Larven graben, und während der sukzessiven Häutungen kann eine partielle Erhärtung bzw. Umgestaltung an den mechanisch gereizten Partien eintreten. Hingegen kann die verbreiterte und gezackte Schiene eines *Ateuchus* nur durch Selektion erklärt werden, weil hier die Anpassung erst bei der Imago auftritt; aber auch hier handelt es sich um eine recht einfache Anpassung. Die Behauptung Weismanns, daß bei den Insektenflügeln



Fig. 57. Maulwurfsgrille, *Gryllotalpa vulgaris*. Vorderbeine mit Grabschaufel.  
(Nach Schmarda.)

»die Art der Aderung in genauem Zusammenhang mit der Funktion des Flügels steht«, bleibt noch zu beweisen. Das Gegenteil scheint mir richtiger zu sein, denn wir treffen die guten Flieger ebenso sehr an unter den Arten mit engen Maschen (Libellen) wie mit weiten (viele Hymenopteren, Sphingiden). Abgesehen von der nötigen Muskulatur scheint es nur anzukommen auf eine große, aber nicht zu breite Form des Flügels und auf Festigkeit, um dem Luftdruck gewachsen zu sein. Ob diese Festigkeit aber durch wenige starke Adern oder durch zahlreiche schwächere erzielt wird, ist gleichgültig. Es bewahrheitet sich hier wieder der schon oben erörterte Satz, daß häufig derselbe Selektionswert durch verschiedene Mittel erreicht werden kann. Aus diesen Gründen kann man das Flügelgeäder der Insekten unmöglich als ein Beispiel für eine passive Koaptation ansehen. Ebensowenig brauchbar ist das nächste Weismannsche Beispiel, die Schutzzeichnung eines Schmetterlingsflügels, denn diese entstand ganz allmählich im Laufe von vielen Gene-

fügt also nach meiner Meinung über zwei große Hilfsmittel bei der Artbildung, die sich vielfach gegenseitig in die Hände arbeiten, Zuchtwahl und Vererbung funktioneller Abänderungen.

---

Wenn nun schon die Frage nach der Entstehung der Koaptationen innerhalb einer Art dem Selektionisten keine ernstlichen Schwierigkeiten bereitet, so ist dies in noch geringerem Maße der Fall mit den Wechselanpassungen. Diese verhalten sich nicht wesentlich verschieden von den gewöhnlichen Anpassungen an irgend einen variablen Faktor der äußeren Existenzbedingungen. Wenn die Temperatur eines Landes sich andert, z. B. kalter wird, so ändern sich damit zahlreiche Anpassungen, und wenn die Blüten sich verlängern, so müssen auch die Insektenrüssel größer werden, indem nur diejenigen Insekten erhalten bleiben, welche zufällig, d. h. aus unbekannten Ursachen, so lange Russel besitzen, daß sie noch die Nektaren erreichen. Nägeli (1884, S. 150) erhebt hiergegen den Einwand: »Wurden nun die Blumenröhren bei einigen Pflanzen länger, so war die Veränderung nachteilig, weil die Insekten beim Besuche derselben nicht mehr befriedigt wurden und daher Blüten mit kurzeren Rohren aufsuchten; die längeren Röhren mußten nach der Selektionstheorie wieder verschwinden ... Die gleichzeitige Umwandlung der beiden Organe aber wird nach der Selektionstheorie zum Munchhausen, der sich selbst am Zopfe aus dem Sumpf zieht.« Dieser Einwand wird dadurch hinfällig, daß anfangs viele Insekten mit kurzeren Russeln die verlängerten Blumen besuchten und, ohne selbst befriedigt zu werden, doch deren Befruchtung vermittelten, denn hierzu genugt schon eine Berührung der Staubfäden und Stempel. Solche Insekten wurden ausgemerzt, da sie in ihrer Ernährung und damit in ihrer Fruchtbarkeit benachteiligt waren. Da außerdem die statistischen Untersuchungen über die Verbreitung der individuellen Variationen zu dem fast ausnahmslosen Resultat gekommen sind, daß immer zahlreiche Fälle etwas über bzw. unter dem Durchschnitt stehen, so kann es auch nie an Russeln gefehlt haben, die bei langsamer Veränderung der Blütenröhren stets noch eben bis zum Grunde reichten, so daß also derartige Individuen nicht gezwungen waren, ihre Lebensgewohnheiten

hat. Es wird auch unter den Giraffen immer solche gegeben haben, deren Hals zwar die nötige Länge hatte, denen aber sonst irgend eine notwendige Koaptation fehlte, z. B. die für rasche Bewegungen erforderliche Stärke der Beinmuskulatur, und die diese auch nicht durch Übung erreichten. Drittens müssen auch die Lamarckianer mit der simultanen korrelativen Variation rechnen, denn in jedem Körperabschnitt finden sich Organe, die durch funktionellen Reiz nicht in der gewünschten Richtung sich abändern lassen. Verlängerte sich z. B. die Halswirbelsäule der Giraffe, während der Ösophagus und die Trachea an diesem Längenwachstum sich nicht beteiligten, so konnte ein irgendwie beträchtliches Mißverhältnis nicht durch bloße Dehnung dieser Organe und auch nicht durch die Schluck- oder Atembewegungen ausgeglichen werden. Ferner werden auch die Lamarckianer eine langsame Vollkommenung zugeben und den Satz anerkennen, daß derselbe Selektionswert oft durch verschiedene Mittel erreicht werden kann.

Der Gegensatz der Meinungen ist also nicht so groß, wie gewöhnlich angenommen wird. Es steht fest, daß die Selektion für die Erklärung nicht zu entbehren ist, und daß nur darüber die Ansichten auseinander gehen können, welchen Wirkungskreis man ihr zugestehen will. Direkt beweisen läßt sich zurzeit weder, daß Gebrauchswirkungen im Laufe der Generationen erblich werden, noch daß dies nicht möglich ist. Im ersten Falle hat die Selektion einen relativ geringen Einfluß, und die Zahl der auszumerzenden Tiere war klein, im letzteren übte sie eine entscheidende Wirkung aus, und das Verlustkonto eliminiert Individuen war groß. Spencer und die Lamarckianer sind im Unrecht, wenn sie glauben, die Weismannsche Auffassung ernstlich erschüttert zu haben. Die Annahme einer sehr hohen Eliminationsziffer bereitet nicht die geringste Schwierigkeit, da ja bei allen Organismen die Zahl der abgesetzten Keime sehr viel höher ist als die der geschlechtsreifen Exemplare; ja man könnte hierin eher ein Moment sehen, welches für Weismann spricht. Eine völlig sichere Entscheidung in dieser Streitfrage ist demnach allein durch die Koaptation nicht möglich. Ich persönlich glaube, daß somatogene Eigenschaften erblich sein können, und zwar aus Gründen, welche in dem Kapitel IV erörtert werden sollen. Die Natur ver-

1. die Beobachtung lehrt, daß innerhalb der meisten Arten ein überraschender Reichtum der verschiedensten Variationen jederzeit vorhanden ist; es besteht also Vielseitigkeit der Variabilität;
2. derselbe Selektionswert kann häufig durch verschiedene Mittel erreicht werden, wodurch die Wahrscheinlichkeit sich erhöht, daß eins derselben vorhanden ist.
3. für die meisten Organe können gleichzeitig mehrere Verbesserungsmöglichkeiten angenommen werden.

Diese drei Gesichtspunkte entkräften jenen Einwand für viele Fälle. Im übrigen ist zuzugeben, daß die Variabilität oft nicht genügt, und daß dieser Umstand eine der Ursachen des Aussterbens der Arten ist.

B) es ist unwahrscheinlich, daß bei der phyletischen Umgestaltung ganzer Körperabschnitte (Giraffenhals) oder komplizierter Wechselanpassungen (Bienenstaat) die verschiedenen Organe bzw. Individuen immer gleichzeitig harmonisch abanderten (Koaptationsproblem).

Hierauf ist Folgendes zu erwideren: Die Annahme einer Vererbung erworberer Eigenschaften raumt zwar die Schwierigkeit für die Koaptationen aktiver Organe hinweg, versagt aber bei den nicht minder häufigen, jedoch fast immer weniger komplizierten passiven Anpassungen. Sie kann daher nicht als universelles Erklärungsprinzip gelten. Als solche kommen in Betracht:

1. die simultane korrelative Variabilität, welche durch Beobachtung sichergestellt, in ihrem eigentlichen Wesen freilich noch dunkel ist;
2. die Annahme, daß in dem speziellen Falle die jetzt harmonisch zusammenwirkenden Anpassungselemente nicht gleichzeitig auftreten brauchten, sondern nach und nach erworben werden konnten (*Kallima*; Arbeiter der Bienen und Ameisen erhielten ihre Besonderheiten, als sie noch fortpflanzungsfähig waren). Dann liegt nicht das Koaptationsproblem vor, sondern der Fall gehört in die Kategorie A.

---

Die Koaptationen sind nicht geeignet, mit Sicherheit in der Vererbungsfrage für oder gegen Weismann zu entscheiden, denn nach beiden Auffassungen ist die Entstehung von Koaptationen möglich.

zu ändern. Für das allmähliche Wachstum der Blumen muß man natürlich irgend eine äußere Ursache (Klima, Bodenbeschaffenheit) annehmen, die orthogenetisch wirkte, d. h. deren Wirkungen von Generation zu Generation sich häuften bis zu einer gewissen Grenze hin. Die Umwandlung der Insekten hingegen erfolgte pari passu durch Selektion. Weitere Einzelheiten über diesen Fall von Wechselanpassungen findet der Leser bei Jäger (1874, S. 101 ff.), welcher Wigand in vortrefflicher Weise ad absurdum führt; ferner bei Weismann (1886, 1904), welcher sich gegen Nägeli wendet, bei Demoll (1908), welcher die Anpassung der Mundwerkzeuge der solitären Apiden an die Blumen behandelt, endlich bei Kirchner (1911). Auf andre Fälle von Wechselanpassungen gehe ich nicht ein, weil sie keine Schwierigkeiten machen, wenn man annimmt, daß die eine der aneinander angepaßten Arten zuerst sich langsam verändert und die andre nachfolgt. Dasselbe gilt auch für den Fall, daß das eine Geschlecht im Kopulationsapparat oder in der Keimzelle abändert und das andre nachfolgen muß. Geschieht diese Abänderung langsam, so wird die Variabilität des andern Partners stets ihr zu folgen vermögen.

---

**Zusammenfassung.** Der Darwinismus ist eine »Zufallstheorie« d. h. er rechnet mit den bei den Individuen einer Art »zufällig« vorhandenen Variationen. Die Verwendung dieses unentbehrlichen Begriffs des Zufalls ist durchaus berechtigt, denn es wird damit nur angedeutet, daß die natürlichen Ursachen des Auftretens der verschiedenen Variationen unbekannt sind. Es ist selbstverständlich, daß solche natürliche Ursachen in jedem Falle vorhanden waren. Daher ist der Vorwurf nicht berechtigt, daß der Darwinismus die Erkenntnis der Naturgesetze verhindere oder gegen sie verstöße.

Hingegen ist die Frage wohl berechtigt, ob zufällige Variationen nicht unwahrscheinlich, d. h. so selten in ihrem Auftreten sind, daß mit ihnen nicht operiert werden darf. Hieraus ergeben sich die zwei Einwände:

A) es ist unwahrscheinlich, daß immer gerade diejenige Abänderung vorhanden ist, durch welche der Kampf ums Dasein siegreich überwunden werden kann. Hiergegen ist folgendes zu sagen:

1. die Beobachtung lehrt, daß innerhalb der meisten Arten ein überraschender Reichtum der verschiedensten Variationen jederzeit vorhanden ist; es besteht also Vielseitigkeit der Variabilität;
2. derselbe Selektionswert kann häufig durch verschiedene Mittel erreicht werden, wodurch die Wahrscheinlichkeit sich erhöht, daß eins derselben vorhanden ist.
3. für die meisten Organe können gleichzeitig mehrere Verbesserungsmöglichkeiten angenommen werden.

Diese drei Gesichtspunkte entkräften jenen Einwand für viele Fälle. Im übrigen ist zuzugeben, daß die Variabilität oft nicht genügt, und daß dieser Umstand eine der Ursachen des Aussterbens der Arten ist.

B) es ist unwahrscheinlich, daß bei der phyletischen Umgestaltung ganzer Körperabschnitte (Giraffenhals) oder komplizierter Wechselanpassungen (Bienenstaat) die verschiedenen Organe bzw. Individuen immer gleichzeitig harmonisch abänderten (Koaptationsproblem).

Hierauf ist Folgendes zu erwideren: Die Annahme einer Vererbung erworbbener Eigenschaften räumt zwar die Schwierigkeit für die Koaptationen aktiver Organe hinweg, versagt aber bei den nicht minder häufigen, jedoch fast immer weniger komplizierten passiven Anpassungen. Sie kann daher nicht als universelles Erklärungsprinzip gelten. Als solche kommen in Betracht:

1. die simultane korrelative Variabilität, welche durch Beobachtung sichergestellt, in ihrem eigentlichen Wesen freilich noch dunkel ist;
2. die Annahme, daß in dem speziellen Falle die jetzt harmonisch zusammenwirkenden Anpassungselemente nicht gleichzeitig auftreten brauchten, sondern nach und nach erworben werden konnten (*Kallima*; Arbeiter der Bienen und Ameisen erhielten ihre Besonderheiten, als sie noch fortpflanzungsfähig waren). Dann liegt nicht das Koaptationsproblem vor, sondern der Fall gehört in die Kategorie A.

---

Die Koaptationen sind nicht geeignet, mit Sicherheit in der Vererbungsfrage für oder gegen Weismann zu entscheiden, denn nach beiden Auffassungen ist die Entstehung von Koaptationen möglich.

Jedoch ist die harmonische Abänderung zahlreicher Merkmale vom Lamarckschen Standpunkt aus bedeutend leichter zu verstehen und kann daher als ein indirektes Zeugnis zugunsten der Vererbung somatischer Variationen angesehen werden. Wird die Vererbung erworbener Eigenschaften geleugnet, so muß man mit einer erhöhten Eliminationsziffer rechnen, was ohne Bedenken geschehen kann. In diesem Punkte sind daher die Lamarckianer vielfach in ihrer Kritik zu weit gegangen.

---

## II. Kapitel.

### Die Formen des Kampfes ums Dasein und der Auslese.

Darwin hat, wie er ausdrücklich betont, den Ausdruck »Kampf ums Dasein« im weitesten Sinne gebraucht, um die ganze Abhängigkeit eines Organismus von den äußeren Existenzbedingungen, den belebten wie den unbelebten, damit zu bezeichnen. So sagt er (Entstehung, S. 84): »Ich will vorausschicken, daß ich diesen Ausdruck in einem weiten und metaphorischen Sinne gebrauche, unter dem sowohl die Abhängigkeit der Wesen voneinander, als auch, was wichtiger ist, nicht allein das Leben des Individuums, sondern auch Erfolg in bezug auf das Hinterlassen von Nachkommenschaft einbegriffen wird. Man kann mit Recht sagen, daß zwei hundeartige Raubtiere in Zeiten des Mangels um Nahrung und Leben miteinander kämpfen. Aber man kann auch sagen, eine Pflanze kämpfe am Rande der Wüste um ihr Dasein gegen die Trockenheit, obwohl es angemessener wäre, zu sagen, sie hänge von der Feuchtigkeit ab.«

Diese weite Auffassung des Kampfes ums Dasein ist vielfach getadelt worden, aber, wie mir scheint, sehr mit Unrecht, denn nur so ist es möglich, die verschiedenartigen Faktoren zusammenzufassen, welche auf die Organismen in der Natur züchtend einwirken, d. h. im Laufe der Generationen eine Vervollkommenung, eine immer weiter gehende Steigerung der Merkmale hervorrufen. So meint z. B. Haeckel

(1898, S. 142), diese Bezeichnung sei »vielleicht in mancher Beziehung nicht ganz glücklich gewählt, und wurde wohl scharfer gefaßt werden können als „Mitbewerbung um die notwendigen Existenzbedürfnisse“, und in der »Generellen Morphologie« (1866, S. 239, 240) drückt er dies so aus: »Der wirkliche Kampf ums Dasein kann nur ein Wettkampf zwischen verschiedenen Organismen sein, welche um die Erlangung derselben Existenzbedürfnisse ringen.« Er stimmt in dieser Hinsicht einmal ausnahmsweise überein mit Wiegand, welcher schreibt (1874, S. 99): »Hatte man anstatt des zweideutigen Ausdrucks ‚Kampf ums Dasein‘ den Ausdruck ‚Wettkampf‘ oder ‚Konkurrenz‘ eingeführt, so wäre man nicht in Versuchung gekommen, so oft ganz verschiedene Dinge zu verwechseln.« Wie schon Jäger (1874, S. 72) auseinandergesetzt hat, ist diese Auffassung kaum ein Fortschritt zu nennen. Richtig ist ja natürlich, daß eine Selektion nur möglich ist, wenn viele Individuen gleichzeitig von derselben Gefahr bedroht oder von demselben Bedürfnis geleitet werden. Wenn eine einzige Pflanze am Rande der Wüste gegen die Trockenheit ankämpft, so fehlen selbstverständlich individuelle Differenzen und damit die Möglichkeit der Auslese. Aber diese Pflanze kann sich verändern, und zwar vielleicht direkt zu ihrem Vorteile, d. h. sie kann aus eigner Kraft den Schädlichkeiten widerstehen, z. B. eine dickere Oberhaut erwerben. In diesem Falle ist sie indirekt durch den Kampf ums Dasein, direkt durch ihr Reaktionsvermögen umgezichtet worden. Hat sie durch Selbstbestäubung sich vermehrt, so kann in der zweiten Generation sich dieser Prozeß wiederholen, d. h. die Tochterpflanzen erhalten ohne Mitwirkung einer Selektion eine noch stärkere Kutikula, und so fort, bis schließlich die Zahl der Individuen so groß wird, daß unter ihnen der Konkurrenzkampf mit Selektion beginnt. Es ist sicherlich wünschenswert, einen allgemeinen Ausdruck zu haben, der diese zwei Fälle umfaßt, Umwandlung mit oder ohne Selektion, oder, anders ausgedrückt, Anpassung durch Auslese oder durch direkte Bewirkung. Wenn ferner in einer kalten Winternacht zahlreiche Pflanzen einer Art erfrieren, während andre erhalten bleiben, weil sie widerstandsfähiger sind, so kann man nur in ganz übertragenem Sinne von einer »Mitbewerbung« um Wärme, aber sehr wohl von einem Kampf um die Existenz reden. Die Pflanzen

befinden sich in einem solchen Falle, wie in vielen andern, einfach in der Defensive und hindern sich gegenseitig nicht, während ein Wettkampf oder eine Konkurrenz doch dem gewöhnlichen Sprachgebrauch zufolge immer eine gegenseitige Beeinflussung bedeutet. Endlich lassen sich unter dem allgemeinen Begriff »Kampf ums Dasein« auch die Fälle subsumieren, in denen durch große physische Gewalten eine Massenvernichtung stattfindet, die dann weiter wirkt auf den Konkurrenzkampf der durch Zufall Überlebenden, während sie in den speziellen Begriff des Wettbewerbs sich nur gezwungen einreihen lassen. Noch weniger sagt mir Pfeffers (1894, S. 6) Vorschlag zu, den »Kampf ums Dasein« durch »Anstrengung um die Güter des täglichen Lebens« zu ersetzen, wie er denn auch wohl schwerlich durch einen kürzeren, allumfassenderen Ausdruck zu ersetzen sein wird.

Der Kampf ums Dasein ist ein Zustand, in dem jeder Organismus sich mehr oder weniger befindet, ähnlich dem Zustände, in dem in den Kulturstaaten die Arbeiter in dem Kampfe um die Verbesserung ihrer wirtschaftlichen Lage gegenwärtig stehen. Es gibt also streng genommen in der Natur ebenso viele Kämpfer ums Dasein, wie es Organismen gibt. Diese Kämpfe sind für die Forschung von der größten Bedeutung, weil durch sie die Anpassungen, wenn auch nicht alle, so doch zum größten Teile hervorgerufen werden. Sie verdanken ihre Entstehung entweder der Wechselwirkung der physikalischen und chemischen Naturkräfte (Temperatur, Licht, Feuchtigkeit, Trockenheit, Strömungen der Luft und des Wassers, Bodenbeschaffenheit usw.), insofern diese einen Reiz ausüben und häufig die Existenz der Organismen gefährden, oder der Wechselwirkung der Organismen, indem der Geburtenüberschuß eine beständige Übervölkerung und damit eine kontinuierliche Konkurrenz veranlaßt. Im ersten Falle, in dem Kampf der Organismen gegen die unbelebten Naturgewalten, braucht nicht notwendigerweise Selektion mitzuwirken, damit eine Vollkommenung der Organisation erfolgt, sondern, wie wir soeben an einem Beispiel sahen, sind Fälle denkbar, wo allein durch die den Organismen innenwohnenden Reaktionsmöglichkeiten die zweckmäßige Veränderung erfolgt. Derartige Anpassungen kann man direkte nennen, im Gegensatz zu den indirekten, welche erst mit Hilfe der Selektion

auf Grund der individuellen Variabilität zustande kommen. Darwin hat die Möglichkeit des Vorkommens direkter Anpassungen (z. B. daß der dichte Pelz vieler Polartiere direkt durch die Kälte hervorgerufen sein kann) nie geleugnet, aber wie nicht anders von dem Entdecker des Selektionsprinzips zu erwarten war, sie ganz zurücktreten lassen hinter den indirekten. Die Frage, wieviel von der Zweckmaßigkeit der Organismen auf Konto der direkten und wieviel auf das der indirekten Anpassungen fällt, ist außerordentlich schwer zu beantworten und soll erst im letzten Kapitel (V, 3) bei Besprechung der Tragweite des Selektionsprinzips erörtert werden. In dem zweiten Gebiet des Kampfes ums Dasein (Wechselwirkung der Organismen) sind meines Wissens direkte Anpassungen nicht mit Sicherheit nachgewiesen, derart etwa, daß ein Organismus, der mit einem ihm total neuen Parasiten infiziert wird, sofort in ausgesprochen zweckmäßiger Weise reagiert. Es mag dies aber daran liegen, daß dieses Gebiet der experimentellen Variabilität noch nicht genügend gepflegt ist, denn *a priori* ist es nicht wahrscheinlich, daß ein solcher Unterschied vorhanden ist.

Für das Resultat der natürlichen Zuchtwahl hat H. Spencer die kurze treffende Formel des »Survival of the Fittest«, Überleben des Passendsten, gebraucht, die dann von Darwin in die späteren Auflagen des Origin (Kap. IV, am Schluß) aufgenommen wurde. Gulick (1890, S. 329) erweitert dieselbe, indem er das entscheidende Moment, die Nachkommenschaft, mit hineinzieht, und definiert die natürliche Zuchtwahl als »the exclusive propagation of those better fitted to the natural environment through the failure to propagate of the less fitted«. Weniger glücklich ist der von Bailey (1896, S. 97) eingeführte Ausdruck: »Survival of the Unlike« (Überleben des Ungleichen), denn hierin liegt nur das Divergenzprinzip der natürlichen Zuchtwahl, daß nämlich diejenigen Individuen, welche von ihren Genossen und Eltern möglichst verschieden sind, die meiste Aussicht haben, unbesetzte Platze im Haushalt der Natur anzutreffen, es fehlt aber darin der wichtigere Hinweis auf die Anpassungen, und außerdem genügt zur Anwartschaft auf das Überleben nicht jede Veränderung, sondern nur eine solche, die entweder eine Verbesserung einer schon vorhandenen Bildung darstellt oder neue unbesetzte Platze durch eine Neubildung ausnutzt.

Bei Darwin finden wir keine scharfe Gliederung der verschiedenen Formen der Auslese, wie er überhaupt kein Freund rein logischer und theoretischer Erörterungen, in denen es auf möglichste Präzision der Begriffe ankommt, gewesen zu sein scheint. Er liebte es mehr, die ganze Fülle der Tatsachen für sich sprechen zu lassen. Es hat deshalb nicht an Versuchen gefehlt, diesem Mangel abzuholzen. Ich bespreche am Schluß dieses Kapitels anhangsweise die von Askenasy, Gulick, Kassowitz und Weismann gegebenen Übersichten und stelle hier ein System der Selektion auf, welches sich mit einigen Modifikationen an Lloyd Morgan (1890, S. 78ff.) anschließt. Da die Selektion in der Natur stets dadurch zustande kommt, daß ein Teil der Individuen eliminiert wird, so ist es zweckmäßig, bei der Einteilung hiervon auszugehen und zu unterscheiden:

### Natürliche Elimination.

- I. Katastrophale, nonselektive Elimination, Massenvernichtung durch übermächtige Faktoren ohne Rücksicht auf individuelle Organisationsunterschiede.
- II. Personalelimination, selektive Elimination, Vernichtung einzelner Individuen auf Grund unvollkommener Anpassung. Ihr Resultat ist die natürliche Zuchtwahl, das Überleben und die Vermehrung der im Kampf ums Dasein bestausgerüsteten Individuen. In einzelnen Fällen können Tierkolonien oder sogar ganze Tierstaaten (Bienen) untereinander konkurrieren wie einzelne Individuen (Cormal-Elimination).
  1. Elimination durch unbelebte Gewalten (klimatische Faktoren, Krankheiten mit Ausschluß der infektiösen). Es siegt die stärkere Konstitution = Konstitutionalkampf. Dieser Kampf ist ganz unabhängig von der Zahl der Individuen und kann in der schroffsten Form auch bei Unterbevölkerung auftreten.
  2. Elimination durch belebte Feinde, welche einer andern Art oder Varietät angehören, einschließlich Parasiten, Bakterien = Interspezial- oder Intervarietal-kampf.

3. Elimination durch die Artgenossen = Intraspezialkampf, Wettbewerb um Nahrung, Raum, Gelegenheit zur Fortpflanzung (sexuelle Selektion).

I. Die katastrophale **Elimination** von Individuen ohne Rücksicht auf die Qualität ihrer Organisation, ist eine überaus häufige Erscheinung in der Natur. Sie tritt ein bei Gefahren von so übermächtiger Gewalt und Größe, daß auch die bestangepaßten Artgenossen ihnen nicht gewachsen sind. Lloyd Morgan bezeichnet sie als »indiscriminate destruction« (wahllose Vernichtung) und Plötz (1895, S. 45) nennt ihre Ursachen »non-selektorische Schädlichkeiten«. Sie findet statt in zwei ziemlich verschiedenen Formen.

a) Als simultane Massenvernichtung zahlreicher Individuen durch große physische Gewalten (Überschwemmungen, Wolkenbrüche, Stürme, Strömungen, Erdbeben, vulkanische Eruptionen, Präriebrände usw.) oder durch Organismen von unendlich überlegener Kraft (z. B. wenn ein Wal Tausende von Pteropoden überschlägt oder ein Schleppennetz am Boden des Meeres dahin fährt). In allen solchen Fällen sind die individuellen Organisationsunterschiede belanglos, eine Rettung ist höchstens die Folge zufälliger Situationsvorteile (Wolff). Ein Beispiel einer solchen Massenvernichtung erwähnt Darwin in seinem Reisewerke von den südamerikanischen Pampassteppen. In den Jahren 1827—1830 herrschte eine solehe Durie, daß ungeheure Rinder- und Pferdeherden sich an die großen Flüsse, namentlich den Paraná drängten, die Steilufer hinabstürzten, diese aber nicht wieder erklimmen konnten, und ertranken. Durch eine ähnliche Katastrophe scheinen die unterpliozänen Leichenfelder von Pikermi in Attika entstanden zu sein. Ein großer Teil der nordamerikanischen Tertiärbildungen besteht aus vulkanischen Tuffen, die in verschiedenen Horizonten Schichten von 60, 100 oder noch mehr Metern bilden. Nach Abel (1912, S. 37) kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Tausende von Tierleichen, welche an manchen Stellen ihnen eingelagert sind, durch Aschenregen getötet wurden. In Dänemark zerbrach 1825 eine Sturmflut die schmale Landenge, welche den Lünefjord vom westlichen Meer trennt, was ungeheueren Mengen von Süßwassersischen das Leben kostete. 1794 erreichte ein Lavastrom bei Torre del Greco den Golf von Neapel und vernichtete

zahllose Meeresfische. Zuweilen sind falsche Instinkte die Ursachen einer katastrophalen Elimination, z. B. wenn Zugvögel gegen Leuchttürme, Insekten gegen offenes Licht fliegen, und bei Zinnowitz an der Ostsee sah ich wiederholt viele Hunderte von der Wanze *Pentatomia rufipes* tot oder halbtot am Strand liegen, wahrscheinlich weil sie bei Sonnenschein in den glänzenden Gischt der Brandung geflogen waren.

b) Als häufig wiederkehrende Einzelvernichtung, wenn Eier,

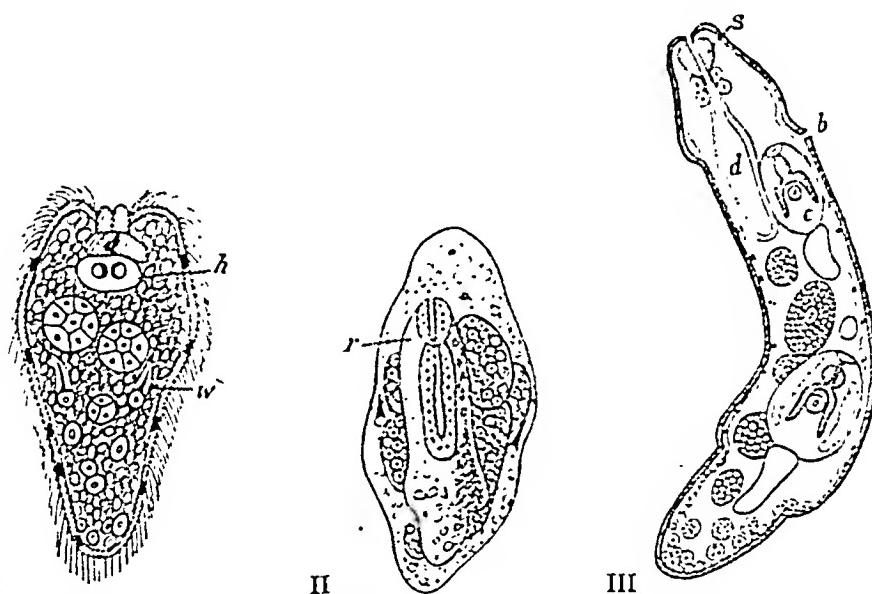


Fig. 58. Entwicklung des Leberegels. I Flimmerlarve, II Sporozyste, III Redie, b Geburtsöffnung, c Cerearium, d Darm, h Hirn, r Redie, s Schlund, w Wimperzelle.  
Nach Leuckart aus Götte.

Jugendformen oder reife Geschöpfe zufällig in so ungünstige Bedingungen geraten, daß jede Möglichkeit das Leben zu erhalten auch für die Stärksten und Gesundesten ausgeschlossen ist. Dieser Fall tritt bei einer Art um so häufiger ein, je komplizierter der Entwicklungsgang ist und je mehr er eine Kette von bestimmten aufeinander folgenden Bedingungen voraussetzt, die nur in den seltensten Fällen einmal zufällig zusammentreffen. So z. B. wenn das Ei des Leberegels, welches mit dem Kot der Schafe nach außen wandert, in Süßwasser geraten muß, um sich zur Flimmerlarve (Fig. 58, I) entwickeln zu können, und wenn diese auf eine bestimmte Schneckenart (*Limnaea minuta*) angewiesen ist, um zur Sporozyste (II) auszuwachsen. Diese erzeugen Redien (III) und die

Redien junge Distomen, welche als »Cercarien« (III, c) aus der Schnecke auswandern und sich an Pflanzen als feste Zysten niederlassen. Trocknet der Tümpel ein und werden jene Pflanzen von Schafen gefressen, so entwickelt sich die Cercarie zum geschlechtsreifen Leberegel. Bei Bandwurmern und vielen andern Parasiten mit Wirtswechsel findet sich ein ähnlicher komplizierter Entwicklungsgang, und solche Tiere erzeugen deshalb immer eine sehr große Zahl von Eiern, weil immer nur ein minimaler Bruchteil derselben zur Entwicklung gelangt. Diejenigen, welche das Ziel erreichen, sind natürlich nicht notwendigerweise die bestorganisierten; die übrigen gehen zugrunde an der extremen Ungunst der Verhältnisse.

In diesen beiden Fällen entscheidet also der Zufall. Das Resultat ist eine qualitätlose Selektion, durch welche der Durchschnitt der Überlebenden nicht verändert wird. Pfeffer hebt mit Recht hervor, daß es namentlich die jugendlichen Tiere sind, welche der Massenvernichtung zum Opfer fallen, z. B. wenn Tausende von Larven mariner Küstenorganismen durch eine ungünstige Strömung aufs hohe Meer getrieben werden, oder wenn die Samen von Landpflanzen auf das Wasser oder auf harten Boden geworfen werden, wo auch die besten von ihnen nicht keimen können. So erklärt es sich, wenn die Natur immer wieder zwei Mittel anwendet, um die Arten trotz intensivster Elimination vor dem Aussterben zu bewahren: Erhöhung der Fruchtbarkeit oder Brutpflege. Der erstere Weg führt natürlich zu einer Verminderung der Größe der Eier und damit sehr oft zu einer Entwicklung durch Larven, der zweite zu einer Verringerung der Zahl der Eier, die dafür um so größer ausfallen und sorgfältig behütet werden. Auch der Generationswechsel, z. B. die Sporen der Farne und die Ketten der Salpen, und die Parthenogenese sind häufige Mittel zur Erhöhung des Geburtenüberschusses. Darwin hat zwar für die katastrophale Elimination keinen eignen Ausdruck, aber er widmet ihr doch einen besonderen Absatz (Entstehung, S. 108), in dem es z. B. heißt: »Ferner muß eine ungeheure Zahl reifer Tiere und Pflanzen, mögen sie die ihren Bedingungen am besten angepaßten gewesen sein oder nicht, jährlich durch zufällige Ursachen zerstört werden.«

Über das numerische Verhältnis der Opfer der katastrophalen Vernichtung zum Rest der Überlebenden liegen bis

jetzt meines Wissens nur Untersuchungen bezüglich des Menschen vor. Wie Plötz (1909, S. 42) gezeigt hat, läßt sich die Kindersterblichkeit des Menschen (= Tod innerhalb der ersten 5 Jahre) einigermaßen berechnen. Diese nimmt bekanntlich ab mit der Langlebigkeit der Eltern, weil deren kräftigere Konstitution sich auf die Kinder vererbt (s. Vgl. S. 323). Die Kindersterblichkeit bei den über 85jährigen Vätern und Müttern beträgt etwa 13%, während die gesamte Kindersterblichkeit 31—32% ausmacht. Jene 13% sind = 40% der letzteren. Man darf annehmen, daß die Kinder der 85jährigen Väter und Mütter das Maximum an Lebenskraft ererbt haben, und daß es übermächtige Verhältnisse sind, welche diese Kinder früh dahinrassen. Demnach fallen 40% der Kindersterblichkeit auf die katastrophale, 60% auf die selektive Ausmerzung. Das stimmt ziemlich überein mit den 55—75%, welche Pearson (1908, S. 87) für den Umfang der selektiven Ausmerzung unter seir'en Todesfällen fand. Bezuglich der Tiere und Pflanzen nehmen die meisten Forscher an, daß die der katastrophalen Vernichtung glücklich entronnenen Individuen einer Art immer noch so zahlreich sind, daß ein heftiger Kampf unter ihnen entbrennen muß. Pfeffer und Delage aber sind anderer Ansicht. Sie halten den Rest der Überlebenden für so minimal, daß alle Individuen gut zu leben haben und nicht miteinander zu ringen brauchen. Pfeffer drückt dies so aus (1894, S. 16): »Wenn sich für die späteren Altersstufen die Zahl der Plätze in der Natur und die dieselben umwerbenden Anwärter immer mehr ausgleicht, dann bleibt für die erwachsenen Stücke kaum noch ein Grund zum Kampf der erwachsenen Stücke unter sich.« Ich halte diese Meinung für durchaus unrichtig, denn wenn wirklich immer ein so enorner Prozentsatz von Jugendformen und halbreifen Tieren katastrophal eliminiert würde, so müßte es sich öfters ereignen, daß eine Art plötzlich ausstürbe. Wenn Jahr für Jahr 98% der Nachkommen einer Art durch den Zufall ausgemerzt werden, so müssen auch einmal 100% sterben, und die Art müßte plötzlich verschwinden. Derartige Fälle sind aber nicht bekannt, sondern das Aussterben geschieht, soweit darüber überhaupt Beobachtungen vorliegen, ganz allmählich, indem die betreffende Art von Jahr zu Jahr seltener wird. Ferner müßten bei einer so außerordentlich hohen Mortalität jüngerer Exemplare die alten relativ selten

sein, was doch für Tausende von Arten nicht zutrifft. Aber selbst wenn jene Forscher mit ihrer Ansicht im allgemeinen für diese oder jene Art recht hätten, so wäre damit nur eine Form des Kampfes ums Dasein beseitigt, nämlich die direkte Konkurrenz der Artgenossen um Nahrung und Raum. Es blieben aber alle übrigen Seiten desselben bestehen, der Kampf der Mannchen untereinander um die Weibchen, der Kampf gegen klimatische Unbilden, Nahrungsmangel, Krankheit, Parasiten und größere Feinde. Selbst wenn von allen jungen Hasen eines Jahrgangs nur so wenige übrig blieben, daß Nahrung für sie in Hülle und Fülle vorhanden ist, so bleibt ihnen der Kampf ums Dasein doch nicht in den manigfachsten Formen erspart. Das Pfeffersche Argument beweist also, selbst wenn es einmal zutrifft, gar nicht das, was es beweisen soll, nämlich daß der Kampf ums Dasein nur als katastrophale Elimination der Jugendsformen existiert.

Die Wirkungen der katastrophalen Elimination auf die phyletische Umbildung der Organismen sind bis jetzt wenig untersucht worden. Im allgemeinen wird man sie gleich Null setzen können, da ja der Durchschnitt der Artgenossen durch sie nicht verändert wird und so viele Individuen übrig bleiben, daß der Kampf ums Dasein in allen seinen Formen bestehen bleibt. Aber in einzelnen Fällen kann sie vermutlich den Anstoß zu phyletischer Differenzierung geben. So vertritt Gulick (1905, S. 54, 150) die Ansicht, daß wenn einmal zufällig nur ein oder zwei fortpflanzungsfähige Individuen übrig bleiben, diese dann der Art einen neuen Anstrich verleihen, weil sie ihren Nachkommen nur einen Teil der ursprünglich vorhandenen, aktiven oder latenten, Erbqualitäten übermitteln. Derselbe Effekt wurde eintreten, wenn jene Individuen von der Hauptmasse abgesprengt und auf einem neuen Wohngebiet isoliert wurden. Man konnte so erklären, daß häufig auf zwei benachbarten Inseln dieselbe Art in zwei deutlich verschiedenen Rassen vorkommt, wie ich (1907) dies z. B. für *Cerion exumense* der Exuma-inseln (Bahamas) nachweisen konnte. In der Sprache der neueren Erblichkeitsforschung würde man diesen Gedanken in der folgenden Weise ausdrucken. Jede volkreiche Art besteht aus einer größeren Anzahl von Biotypen, welche sich beständig durcheinander kreuzen und so Heterozygoten der verschiedensten genetischen Zusammen-

setzung erzeugen. Bleiben infolge katastrophaler Vernichtung nur wenige Individuen zurück, so werden sie in den meisten Fällen nicht den ganzen Reichtum an Erbsfaktoren besitzen und der Art daher einen etwas andern Anstrich verleihen, indem die Variationsbreite sich verringert. Die katastrophale Elimination ist demnach als Differenzierungsprinzip einer Art anzuerkennen für den Fall, daß sie diese Art bis auf wenige Biotypen aufgerieben hat. — Ferner ist zuzugeben, daß die Massenvernichtung in anderer Form den Anreiz zu phyletischen Veränderungen geben kann. Wird eine Art ganz oder fast ganz vernichtet, so werden oft viele andre Arten in Mitteidenschaft gezogen und eventuell zu einer andern Lebensweise gezwungen, welche im Laufe der Zeit die Organisation wahrscheinlich verändert wird. Stirbt eine Futterpflanze aus, so muß der auf sie angewiesene Schmetterling seine Eier an eine andre Pflanze legen, und wird die *Limnaea minuta* vernichtet, so stirbt die Flimmerlarve des Leberegels oder sucht sich einen neuen Zwischenwirt, an den sie sich durch Erwerb neuer Charaktere anpassen muß. Große Katastrophen können die Tier- und Pflanzenwelt ganzer Gebiete mit einem Schlag vernichten und dadurch vielen Arten der Nachbarregionen Gelegenheit zur Einwanderung gewähren. Dabei wird auch manche neue, dem Gebiete bis dahin fremde Art ihren Einzug halten und in vielen Fällen durch die neuen Existenzbedingungen verändert werden. Bei der gewaltigen Eruption des Vulkans Krakatau im August 1883 versank der größere Teil der Insel, so daß von 33 qkm nur 15 bestehen blieben. Die gesamte Vegetation und fast alle Landtiere gingen zugrunde. Im Laufe einiger Jahre entstand eine neue Pflanzendecke, aber von ganz anderer Zusammensetzung, indem der Wind zuerst einige Algen (Cyanophyceen) und die leichten Sporen von 11 indomalaiischen Farne hierher trieb. Drei Jahre nach der Eruption fand Treub 15 Phanerogame und 11 Farne, nach 11 Jahren 56 höhere Pflanzen und 12 Kryptogame. Damit muß auch der Charakter der Insektenfauna sich geändert haben. Als Ernst die Insel 1906 besuchte, war die Zahl der Phanerogamen auf 92 gestiegen, welche durch Winde, Meeresströmungen und Vögel in der Form von Samen und Früchten hierher gelangt waren. [Vgl. H. Seckt, Die Fortschritte der Flora des Krakatau.. Nat. Wochenschrift 2, 1903, S. 495,

A. Ernst, Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. ebd. 7, 1908, S. 521.] Der Cuvierschen Kataklysmtentheorie lag die richtige Beobachtung zugrunde, daß in den aufeinanderfolgenden Erdschichten desselben Gebiets die Faunen und Floren oft ein ganz anderes Bild darbieten. Große geologische und klimatische Umwälzungen bewirken ein Kommen und Gehen der Arten desselben Gebiets, und sie werden sicherlich einen außerordentlich großen, wenngleich nicht immer analysierbaren Einfluß auf die Umbildung der Lebewesen ausgeübt haben.

II. Die Personalelimination ist die Vernichtung einzelner Individuen auf Grund mangelnder Anpassung. Ihr Resultat ist die natürliche Zuchtwahl oder die Personalauslese auf Grund von Organisationsvorteilen. Wie Lloyd Morgan (1890, S. 79) richtig auseinandersetzt, führen zwei Methoden zur natürlichen Zuchtwahl. In den allermeisten Fällen unterliegen negativ die minder begünstigten Exemplare, wodurch die besti possidentes allein für die Vermehrung ubrig bleiben; in einigen wenigen Fällen werden aber positiv die besten zur Fortpflanzung ausgewählt, während der Rest eines natürlichen Todes stirbt, jedoch ohne Nachkommen zu hinterlassen. Den ersten Prozeß bezeichnet Lloyd Morgan als »natürliche Elimination«, den zweiten als »eigentliche Selektion« (selection proper); wir haben oben (S. 11) beide Formen als Elimination (negative Selektion) und als Elektion (positive Selektion) unterschieden. Beispiele wären, für die negative Methode: Die Fuchse vernichten die Hasen, welche nicht schnell laufen; für die positive: ein Insekt befruchtet nur blaue Blüten, beim Hochzeitsflug der Bienenkönigin gelangt die Drohne mit dem besten Flugvermögen und den scharfsten Augen zur Kopulation, ein Vogelweibchen paart sich nur mit einem Mannchen bestimmter Farbung (sexuelle Selektion). Beispiele für Elektion sind, wenn man von der geschlechtlichen Zuchtwahl absieht, selten und in ihrer Deutung nicht immer sicher. Hutton (1897, S. 242) rechnet hierher z. B. die myrmekophylen Käfer, welche blind sind und sich nicht selbst zu ernähren vermögen. Er meint, diese Eigenschaften seien den Käfern selbst nachteilig und könnten nur dadurch entstanden sein, daß die Ameisen solche Käfer bevorzugt hätten. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen, liegt die Annahme doch viel näher, daß der Verlust der Augen direkte Folge der Dunkelheit

ist, und die Ernährungsfähigkeit sich rückbildete, weil die Ameisen die Käfer auf Grund einer mutualistischen Symbiose fütterten. Beide Rückbildungssind direkte Folgen des Nichtgebrauchs und haben mit der Selektion nichts zu tun. In andern Fällen kann man mit Wasmann (1901, S. 739; 1904, S. 230) von einer »Amical Selection«<sup>1</sup> sprechen, wenn Ameisen oder Termiten gewisse Inquilinen (meist Käfer) bevorzugen, weil sie ihnen angenehmer sind, sich bequemer transportieren lassen oder reichlicher Sekret absondern als andre Gäste. Sie dehnen dann zuweilen ihre Pflege sogar auf die Brut solcher Schützlinge aus, und man kann annehmen, daß sie neue Charaktere an ihnen gezüchtet haben. Diese Erscheinung hat eine große Ähnlichkeit mit der »unbewußten Züchtung« des Menschen, weil ein Organismus (Ameise) einen andern (Käfer) instinktiv umgestaltet.

#### 1. Der Konstitutionalkampf

(Extralkampf, Plötz, 1895, S. 46) und die Personalelimination durch unbelebte Gewalten auf Grund einer ungenügenden Widerstandskraft sind in der Natur überaus häufige Erscheinungen und werden deshalb auch von allen Forschern anerkannt. Gätke (Die Vogelwarte Helgoland, 2. Aufl. S. 453) erzählt, daß Ende Mai 1855 ein so eisiger Nordoststurm die Insel heimsuchte, daß die Schwalben zu Hunderttausenden in den Felsspalten erfroren und nur wenige verschont blieben. Unsre Waldmäuse (*Mus sylvaticus*, *Arvicola arvalis* und *A. agrestis*) haben zahlreiche Feinde, aber durch nichts werden sie so sehr vernichtet

---

<sup>1</sup> Die Amicalselektion ist also eine besondere Form der natürlichen Züchtung und nicht, wie Wasmann meint, etwas von dieser ganz Verschiedenes. Dabei ist es gleichgültig, daß die Lomechusini-Käferchen die Ameisenbrut vernichten und ihren Wirten also direkt schädlich werden können. Es liegt hier derselbe Fall vor, als wenn der Mensch Rinder züchtet und sich dabei mit Tuberkelbazillen infiziert, oder wenn er Hunde züchtet und dabei an Tollwut erkrankt. Für den Züchtungsprozeß an sich ist es gleichgültig, ob der Züchter hierdurch leidet oder nicht, die Hauptsache ist die allmähliche Umgestaltung des gezüchteten Tieres. Natürlich hört die Züchtung auf, wenn die Schädigung zum Aussterben des Züchters führt. Dem kann dadurch vorgebeugt werden, daß zufällig eine immune oder sonstwie geschützte Varietät des Züchters auftritt, was bis jetzt bei den Wirten der Lomechusini nicht erfolgt ist.

wie durch einen Wechsel von Frost und warmem Wetter. Ein verspäteter Frost im Frühjahr tötet Tausende von Knospen, während nur einige besonders wetterharte Pflanzen zur Blüte und damit zur Vermehrung gelangen. De Vries (1906, S. 368) fand bei seinen Kulturen, daß dieselbe Samenmenge durchschnittlich zwei bis dreimal soviel Keimlinge gibt, wenn im Gewächshaus ausgesät, als wenn im Freien gesät wird; so viele Samlinge gehen durch Kälte und Regen zugrunde. Sehr große Hitze im Sommer veranlaßt in flachen Bachen und Gräben oft ein massenhaftes Fischsterben, bei dem nur eine Anzahl Tiere von einer oder mehreren Arten am Leben bleiben. Fast alle klimatischen Faktoren und viele sonstige Existenzbedingungen (Beschaffenheit von Luft, Wasser, Nahrung, Boden) nehmen nur zu oft eine Form an, die nur von einigen bevorzugten Individuen vertragen wird. Auf jedem Acker spielt sich diese Art der Auslese beständig ab. Kalte, Fiose, Feuchtigkeit, dichter Stand, zu spätes Reifen usw. züchten auf dem Acker, wie de Vries richtig bemerkte, ebenso intensiv wie der beste Züchter. Bei jeder Akklimatisation bleiben immer nur diejenigen Individuen erhalten, welche den Faktoren des neuen Klimas gewachsen sind. Es siegt in allen diesen Fällen die starkere Konstitution, die häufig sich auf kleine morphologische Differenzen (vgl. S. 184 ff. die Untersuchungen von Bumpus und Crampton) zurückführen läßt (bei Kalte z. B. auf etwas dichtere Behaarung oder starkere Entwicklung der Hautgefäße oder andre Farbung), in vielen Fällen aber einer näheren Analyse sich entzieht. Dieser Konstitutionalkampf führt demnach zu einer konstitutionellen Auslese (Haacke 1893, S. 70), zu einer Vernichtung fast aller irgendwie kranklichen Exemplare und fordert seine Opfer vornehmlich unter den Jugendformen. Er bewirkt, daß fast alle in der Natur beobachteten Tiere trotz aller Parasiten eine blühende Gesundheit und ein hohes Maß von Widerstandskraft besitzen, ganz im Gegensatz zu den Haustieren, die wie der Mensch von vielen kleinen und großen Übeln geplagt werden. Haben die Jugendformen einer Art das Sieb der konstitutionellen Selektion passiert, so bleibt, wie Pfeffer richtig sagt, ein »guter Durchschnitt« zurück, der sich nun weiter im Kampf mit fremden Spezies und eignen Artgenossen bewahren muß, um zur Fortpflanzung zu gelangen. In diese Kategorie gehören auch die Krank-

heiten, soweit sie nicht infektiös und parasitär sind, die aber, wie es scheint, meist den Charakter zufälliger Verletzungen und Verstümmelungen bei den Wildformen tragen. Es ist klar, daß in sehr vielen hierher gehörigen Fällen nicht allein die Konstitution den Ausschlag gibt, sondern daß zufällige Situationsvorteile die Nachteile einer schwächeren Konstitution aufzuwiegen vermögen.

Eine besondere Eigentümlichkeit des Konstitutionalkampfes besteht darin, daß er in seinem Auftreten und seiner Intensität völlig unabhängig ist von der Zahl der Artgenossen, während die Intra- und Interspezialkämpfe um so heftiger sich äußern, je zahlreichere Individuen vorhanden sind und häufig sogar erst durch eine Übervölkerung hervorgerufen werden. Der Konstitutionalkampf wird erzeugt durch die Schwankungen der unbelebten physischen Gewalten, und da solche nie auf unsrer Erde gefehlt haben, so war er stets vorhanden und ist so alt wie die Lebewesen selbst, denn schon die ersten Urorganismen des Präkambriums waren gefahrdrohenden Veränderungen der Temperatur, des Salzgehalts, des Wellenschlags, der Strömungen and anderer mariner Faktoren ausgesetzt. Dieser Umstand muß betont werden, weil manche unerfahrene Biologen die Ansicht vertreten haben, der Kampf ums Dasein existiere nur bei Übervölkerung und könne unter Umständen während längerer Perioden fehlen.

Zu gewissen Zeiten der Erdgeschichte hat der Konstitutionalkampf gegen die Unbilden des Klimas ungeheure Dimensionen angenommen und Tausende von Arten in den Tod gedrängt, um ebenso viele zu neuen Anpassungen und zum phyletischen Fortschritt zu zwingen. Die großen geologischen Zeitabschnitte grenzen sich gegeneinander ab durch tief einschneidende Klimaschwankungen<sup>1</sup>, welche gewaltige Umprägungen des Tier- und Pflanzenbestandes zur Folge hatten. Am Ende der Karbonzeit ließ die gleichmäßig feuchte Wärme, welche die üppige Vegetation

---

<sup>1</sup> Siehe hierüber die interessante Abhandlung von Fr. Frech, Studien über das Klima der geologischen Vergangenheit in Z. Ges. f. Erdkunde, Berlin 1902, welcher die Klimaschwankungen mit Arrhenius durch die Schwankungen des Gehalts der Atmosphäre an Kohlensäure erklärt und diese von der eruptiven Tätigkeit der Erde ableitet. Je mehr Kohlensäure die Luft enthält, um so mehr Wärme wird zurückgehalten.

der Kohlenflöze schuf, langsam nach; es wurde kälter und kälter, bis im Unterrotliegenden die erste Eiszeit unsre Erde heimsuchte. Gleichzeitig traten Nadelhölzer und Sagopalmen, die Charakterpflanzen des Mesozoikums, auf, und verdrängten die großen bärappartigen Waldbaume und die Steinkohlen-Calamiten. Ein ähnlicher Wechsel vollzog sich in der Fauna und führte zum ersten Auftreten von Reptilien, die dann von der Jurazeit an sich enorm entwickelten und riesige Dimensionen annahmen, was ohne Zweifel damit im Zusammenhang steht, daß in der Trias ein gleichmäßig tropisches bis warm gemäßiges Klima den ganzen Erdball eroberte und Cycadeen sogar auf Franz-Josefs-Land erblühen ließ. In der Kreidezeit nimmt die Wärme wieder ab, die Cycadeen verschwinden bis auf spärliche Reste, die großen Mecressaurier, die Flugsaurier, die Ammoniten und Belemniten treten ab von der irdischen Schaubühne, und widerstandsfähigere Formen nehmen ihre Stelle im Haushalt der Natur ein, im Meere die Haie, auf dem Lunde die mit Eigenwärme begabten Vögel und Sauger. Das höchste Lebewesen der Erde, der Mensch, wäre nicht möglich gewesen, hatte nicht die sinkende Temperatur jener Zeiten die Heranbildung der Haare und einer inneren Brutpflege als Wärmeschutzmittel bewirkt. Als dann später die Eiszeit die nordlichen Gebiete der Welt bedrohte, gingen viele Arten zugrunde oder mußten nach Süden wandern oder sich in besonderer Weise anpassen, wie die lange Behaarung des *Elephas primigenius*, des *Rhinoceros tichorhinus* und des *Ovibos moschatus* erkennen läßt. So sehen wir in Nordamerika infolge der Eiszeit Kamele, Lamas, Pferde, Tapire, Mastodonten, Elefanten und Riesenfaultiere verschwinden, welche noch am Ende der Pliozänperiode vorhanden waren. Bezuglich des Einflusses der Eiszeit auf die Umgestaltung der Pflanzenwelt vgl. S. 46.

Der Konstitutionalkampf spielt sich für fast alle Arten in einer erstaunlichen Vielgestaltigkeit ab, die man erst dann erkennt, wenn man die Vielseitigkeit der biologischen Beziehungen einer Art und die Variationsbreite der an einer Lokalität herrschenden, von Klima und Boden abhängenden Faktoren (Licht, Sauerstoff, Gehalt des Wassers oder Bodens an Salzen, Temperatur, Feuchtigkeit, Wind- und Wasserdruck) einigermaßen übersieht. Er wird hervorgerufen durch die Schwankungen dieser Faktoren und zeigt daher ein ganz andres Bild

in den Tropen als im Polargebiet, im Flusse als im See oder Teich, im Walde als in der Ebene, im Hochgebirge als in der Niederung, im Urwald als in der Prärie und an der Meeresoberfläche als in der Tiefsee. Die letztere ist vielleicht diejenige Region, wo der Konstitutionalkampf die mildeste Form annimmt, denn in der fast völligen Ruhe des Wassers, der gleichmäßig-niedrigen Temperatur und der nur durch die Leuchtorgane der Tiere vorübergehend durchbrochenen Nacht der abyssischen Tiefen zeigt sich ein Minimum von Veränderlichkeit der Außenwelt. Umgekehrt muß er auf den antarktischen Inseln, im Hochgebirge, in den polaren Grenzgebieten<sup>1</sup> und an ähnlichen Orten mit extremen klimatischen Gegensätzen sich ungemein verschärfen, woraus sich die Armut solcher Örtlichkeiten an Landorganismen erklärt. Je vielseitiger die biologischen Beziehungen einer Art sind, von desto mehr konstitutionellen Gefahren wird sie bedroht; bei den Insekten muß jedes Entwicklungsstadium (Ei, Larve, Puppe und Imago) seine besonderen Angriffe aushalten können, namentlich wenn sich das Leben, wie bei Mücken und Libellen, teils im Wasser, teils in der Luft abspielt. Jede biologische Region stellt spezielle Ansforderungen an die Widerstandskraft ihrer Bewohner, und sie sind oft so eigenartig, daß sie leicht übersehen werden. Man könnte z. B. denken, daß für eine *Unio* oder *Anodonta*, welche stumpfsinnig am Boden eines Sees ihr Dasein fristet, die Schwankungen des Luftdrucks nicht von Belang sind; aber diese erzeugen heftige Winde

---

<sup>1</sup> Kropotkin (1902, S. 1) entwirft folgende lebendige Schilderung von Ostsibirien und der nördlichen Mandschurei: »Die schrecklichen Schneestürme, welche über den nördlichen Teil von Eurasien gegen Ende des Winters dahin brausen, und der eisige Frost, welcher ihnen folgt; die Fröste und Schneestürme, welche jedes Jahr wiederkehren in der zweiten Hälfte des Mai, wenn die Bäume schon in voller Blüte stehen und das Insektenleben überall sich regt; die Frühfröste und gelegentlichen schweren Schneefälle im Juli und August, welche plötzlich Myriaden von Insekten, wie auch die zweite Brut der Vögel in den Prärien vernichten; die von den Monsunen hervorgerufenen wolkenbruchartigen Regen, welche in den mehr gemäßigten Regionen im August und September niederfallen . . . ; und endlich die gewaltigen Schneefälle anfangs Oktober, welche zuweilen ein Gebiet, so groß wie Frankreich und Deutschland, absolut unbewohnbar für Wiederkäuer machen und sie zu Tausenden vernichten — das waren die Bedingungen, unter denen ich das Tierleben im nördlichen Asien kämpfen sah.«

und dadurch Wellen, welche das Wasser bis zum Grunde aufwühlen und die Muscheln ans Land werfen, wo sie elend umkommen, während ihre beweglicheren Genossen, die Süßwasserschnecken, hierunter nicht leiden, sondern ins Wasser zurückkriechen. In vielen Gebieten tritt der Konstitutionalkampf am schärfsten in einer bestimmten Form auf und verleiht den Organismen dadurch ein charakteristisches Aussehen. So herrscht auf den Falklandinseln ein solcher Wind, daß nur Kräuter und niedrige Sträucher zu gedeihen vermögen. Aus denselben Grund und wegen der dünnen Erdschicht weist auf den Bahamas die endemische Flora nur Büsche und Bäume auf, die kaum über 3 m hoch werden. An den Mündungen der Flüsse wird die Wasserfauna immer sehr arm, weil nur wenige Arten die häufigen Schwankungen im Salzgehalt vertragen. Im Urwalde herrscht ein intensiver Kampf um das Licht. Palmen und andre Bäume wachsen unverstellt so rasch wie möglich in die Höhe, um erst oben ihre Äste und Blätter auszubreiten; die Lianen winden sich wie riesige Schlangen um sie herum, um auf diese Weise zur Lichtzone emporzuklettern, Farne, Orchideen, Bromeliaceen und andre Epiphyten lassen sich oben in den Astwinkeln nieder, nachdem der Wind ihre winzigen, oft mit Flugorganen versehenen Keimzellen dorthin geweht hat, und das Meer von Blüten, welches in der Krone der Bäume hoch über dem Erdboden sich entfaltet, lockt die Insekten und Laubfrosche in diese lustigen Regionen und zwingt letztere zu eigenartiger Brutpflege. Für die wirbellose Kleintierwelt des süßen Wassers, welche in jedem Tumpel und Teich zu gedeihen vermag, besteht eine der größten Gefahren in dem gelegentlichen Austrocknen, wogegen der Konstitutionalkampf die manngfachsten Schutzmittel gezüchtet hat (Zysten der Protozoen und Trematoden, Gemmulae der Spongillen, Strobilaten der Bryozoen, Dauereier der Radertiere und niederen Krebse [Fig. 40, e]). Ja selbst die Umwandlung der Schwimmblase in eine Lunge hat sich bei manchen Ganoiden und bei den Diploï unter diesem Zwange der Natur vollzogen und damit den Übergang vom Wasser- zum Landleben bei den Wirbeltieren eingeleitet. Diese Andeutungen werden genügen, um den außerordentlichen Einfluß des Konstitutionalkampfes auf die phyletische Umbildung darzutun, indem er die Organismen zu immer weiteren Anpassungen an die Angriffe der unbelebten Naturgewalten zwang.

## 2. Der Interspezial- bzw. Intervarietalkampf

spielt sich ab zwischen verschiedenen Arten oder verschiedenen Varietäten derselben Art, also zwischen Formen, welche im Bau und in der Lebensweise deutliche Unterschiede erkennen lassen. Dieser Kampf kann ein direkter oder ein indirekter sein. Direkt nenne ich ihn, wenn die eine Form zu ihrer Lebenserhaltung unbedingt auf die andre angewiesen ist und aggressiv gegen sie vorgehen muß, wie z. B. der Fuchs gegen den Hasen, die Antilope gegen das Gras, die Schlupfwespe gegen die Raupe und der Tuberkulosebazillus gegen den Menschen. Beide Arten stehen sich als Todfeinde gegenüber und können als Verfolger und Beute oder als Parasit und Wirt unterschieden werden. Diese »blutige« Form des Kampfes ums Dasein ist so außerordentlich weit verbreitet, daß man unwillkürlich zuerst an sie denkt, wenn von jenem die Welt der Organismen beherrschenden Prinzip die Rede ist. In unendlicher Mannigfaltigkeit spielt sich dieser Kampf ab zwischen Tieren und Pflanzen, da nur diese das anorganische Material zum Aufbau ihres Leibes verwerten können und jene daher auf diese unmittelbar angewiesen sind, oder mittelbar, indem ein karnivores Tier von einem herbivoren lebt. Die Pflanzen stehen unter sich nur dann im direkten Daseinskampfe, wenn die eine als Parasit auf der andern schmarotzt. Sonst überwiegt unter ihnen der indirekte Konkurrenzkampf, der Wettbewerb um die gleichen Lebensgüter, welcher aber selbstverständlich auch unter Tieren weit verbreitet ist. Die betreffenden Formen beanspruchen denselben Raum, dieselbe Nahrung, dasselbe Licht, die gleiche Lokalität als Schlupfwinkel, zur Eiablage, zum Nestbau oder zu andern Lebensverrichtungen. Jedes Getreidefeld legt hier von Zeugnis ab, da von den vielen Unkräutern, deren Samen hierher geweht werden, nur eine kleine Zahl, und zwar bei uns vornehmlich die Kornblumen und der Mohn, sich zu halten vermögen; der Gärtner macht sich diese Erscheinung zunutze, indem er eine Überzahl von *Bellis perennis* durch dichtere Aussaat der Grassamen unterdrückt. Hering und Sprott, Scholle und Flunder, unsre heimischen Meisenarten und viele Varietäten derselben Art leben vorübergehend oder während längerer Zeiträume auf demselben Wohngebiete, und da sie vielfach dieselben Lebensgüter beanspruchen, so entbrennt in Zeiten der Not.

ein erbitterter Wettbewerb unter ihnen, indem der besser Organisierte den Gegner zu verdrängen sucht oder ihm zuvorkommt.

Diese beiden Hauptformen des Kampfes der verschiedenen Arten bzw. Varietäten untereinander, die direkte und die indirekte, können auch als Aggressivkampf und als Konkurrenzkampf bezeichnet werden, um die charakteristischen Gegensätze sofort erkennen zu lassen. Die Beobachtung lehrt, daß der Konkurrenzkampf bei Tieren, namentlich bei den höheren, nicht selten zum Aggressivkampf wird und beide Formen dann ineinander greifen, obwohl sie in der Mehrzahl der Fälle sich gut unterscheiden lassen. Untersuchen wir beide naher und suchen wir festzustellen, wodurch die Entscheidung zwischen den kämpfenden Arten herbeigeführt und welches Ergebnis für die Evolution der Arten erzielt wird.

Beim Aggressivkampf der Arten wird die Entscheidung bedingt durch irgend einen organisatorischen Vorzug (bzw. durch mehrere), welchen der Verfolger über die Beute oder umgekehrt der Angegriffene über den Angreifer besitzt. Größere Kraft und Schnelligkeit, bessere Sinnesorgane, Angriffswaffen (Zähne, Stechborsten, Krallen, Giftdrüsen), Verteidigungsapparate (Hautskelette, Stacheln, Geweih), Schutzfarben, Eigentümlichkeiten der Lebensweise und der Instinkte in tausendsältigen Schattierungen bedingen, daß der Sieg bald dieser, bald jener Seite zufällt. Das phyletische Resultat wird verschieden sein, je nachdem der Interspezialkampf nicht transformierend oder transformierend einwirkt infolge des Fehlens bzw. infolge der Anwesenheit selektionswertiger Variationen. Wenn derartige Abänderungen fehlen, so sind verschiedene Möglichkeiten denkbar. Es kann ein Teil der Individuen der schwächeren Art regelmäßig vernichtet werden (partiell-destruktiver Aggressivkampf), aber es bleiben noch so viele übrig, daß ihr Fortbestand nicht gefährdet wird, z. B. wenn die Eichhörnchen alljährlich einen Teil der Haselnüsse fressen. Oder die schwächere Art wird allmählich von der stärkeren ausgerottet, und die letztere wirft sich gleichzeitig auf eine neue Art, um diese als Beute oder als Wirt auszunutzen (total-destruktiver Aggressivkampf). So hat der Mensch zahlreiche Jagdtiere (Auerochs, Wisent, den amerikanischen Bison, Zebras) ganz oder fast ganz ausgerottet, den Verlust

aber bezüglich seiner eigenen Erhaltung stets durch andre Arten ge-deckt.

Auf der Insel St. Helena, welche ursprünglich dicht bewaldet war, wurden, wie Wallace (1880, S. 284) berichtet, 1513 die ersten Ziegen durch die Portugiesen ausgesetzt; 1709 klagt der Gouverneur über die fortschreitende Vernichtung des Waldes durch Schälen der Rinde und Abbeißen der jungen Triebe und 1810 war der ganze Waldbestand ver-nichtet. Ebendort gab es zu Anfang des 19. Jahrhunderts 38 endemische Phanerogamen, welche später durch Menschen und Zeigen sämtlich ausgerottet wurden. Der Beutelwolf (*Thylacinus*) und der Beutelteufel (*Sarcophilus*) sind wahrscheinlich durch den Dingo auf dem australischen Kontinent vernichtet worden und finden sich daher gegenwärtig nur in Tasmanien. Auf Jamaica wurden im Februar 1872 neun *Herpestes mungo* (4♀, 5♂) aus Indien importiert, um die Zucker-felder von Ratten zu säubern. Dieser Zweck wurde auch erreicht. Die Ichneumons vermehrten sich aber so außerordentlich, daß sie zu einer fürchterlichen Plage wurden, da sie über junge Schweine, Lämmer, Ge-flügel und viele Früchte herfielen. Ebenso wurden viele einheimische Tiere dezimiert: *Capromys brachyurus* hielt sich nur in einigen gebirgigen Gebieten, *Aestrelata caribbaea* wurde fast ausgerottet, andre Vögel, Schlangen und Eidechsen gingen so sehr an Zahl der Individuen zurück, daß schädliche Arthropoden, besonders Zecken, überhandnahmen (Palmer 1898, S. 94). Nach einer Notiz der Nat. Wochenschrift (1912, S. 795) hat man auf Macquarie Island gegen die Kaninchenplage Katzen eingeführt, gegen diese später Hunde und sieht sich jetzt genötigt, diese abzuschließen, weil sie die Robben zu sehr vernichten. Katzen haben ferner auf der Insel Aldabra die fluglose Ralle *Rougetius aldabranus* und auf Chatham Island die Ralle *Cabalus dieffenbachi* ganz oder fast ganz ausgerottet (Palmer S. 90). Auf Aldabra sind die eingeschleppten Ratten eine große Gefahr für die Riesenschildkröten, welche sie gleich nach dem Ausschlüpfen überfallen.

Endlich kann der Verfolger auf seine Beute oder der Parasit auf seinen Wirt so sehr angewiesen sein, daß er sich selbst die Lebensbedin-gungen zerstört, daß er gleichsam Raubbau treibt, wenn er die unter-liegende Art nahezu vernichtet. Dann resultiert jene eigentümliche

Form des oszillierenden Aggressivkampfes, bei der das Zunglein der Wage hin- und herschwankt und bald die eine, bald die andre Partei sich im Übergewicht befindet. Wird die Zahl der Schlupfwespen einer Raupenart zu groß, so sind der Schmetterling und die von ihm erzeugten Raupen im nächsten Jahre selten, wodurch die Schlupfwespen wiederum in ihrer Fortpflanzung gehindert werden. So reguliert die Natur gleichsam automatisch das Verhältnis vieler Arten zueinander und verhindert ein andauerndes numerisches Übergewicht einiger derselben. Es ist klar, daß vom Standpunkt des angegriffenen Tieres aus betrachtet, der oszillierende Kampf die mildeste Form und der total-destruktive die scharfsste ist, während der partiell-destruktive in der Mitte steht, und ferner leuchtet ein, daß eine züchterische transformierende Wirkung erst dann eintreten kann, wenn beim Verfolger oder beim Angegriffenen verbesserte Variationen auftreten. Verbessert sich die Organisation des Verfolgers — bei allen Individuen oder nur einem Teil derselben —, so nimmt der Kampf für die in der Defensive befindliche Art allmählich seine scharfsste Form an, d. h. der oszillierende und der partiell-destruktive Kampf werden zum total-destruktiven. Dann entscheidet sich das Schicksal der schwächeren Art; sie ist entweder dem Untergange geweiht oder die Variabilität kommt auch ihr zu Hilfe und erhält einen Teil der Artgenossen, wobei es genugt, wenn der Aggressivkampf nicht mit einem Schlag aufgehoben, sondern in eine seiner milderen Ausgaben verwandelt wird. Indem sich dieses Schauspiel im Laufe ungezählter Generationen wiederholt, schrauben sich beide Arten gegenseitig in ihrer Organisation immer weiter in die Höhe, wobei natürlich Grad und Art der Umgestaltung bei beiden sehr verschieden sein kann; das verfolgte Insekt erwirbt vielleicht eine komplizierte Schutzanpassung in Gestalt und Farbe, wie die Blattschmetterlinge oder die Stabheuschrecken, während die verfolgende Eidechsenart sich nur im feineren Bau des Auges vervollkommen.

Betrachten wir den andern Fall, daß innerhalb der angegriffenen Art eine kleinere oder größere Anzahl (Varietät) von verbesserten Individuen auftritt, so wird für sie der Aggressivkampf gemildert bzw. sogar aufgehoben. Da sie demnach sich reichlicher vermehren werden als die unveränderten Artgenossen, so werden sie diese allmählich ver-

drängen. Zu dem Aggressivkampf ist dann ein Konkurrenzkampf hinzugekommen, indem Stammform und Varietät mit ungleichen Waffen gegen einen gemeinsamen Feind ringen, und beide Kampfformen bewirken zusammen den phyletischen Fortschritt der Art durch den Untergang der minder begünstigten Stammrasse, z. B. wenn von zwei nahverwandten Hühnerrassen die eine leicht, die andre viel schwerer von Tuberkulose befallen und letztere deswegen von ersterer verdrängt wird.

Bei dem indirekten oder dem Konkurrenzkampfe zweier Arten oder Varietäten handelt es sich um den Wettbewerb um dieselben Lebensgüter, namentlich um dieselbe Nahrung. So haben die Kaninchen durch ihre enorme Vermehrungsfähigkeit in gewissen Teilen von Australien manche herbivore Beuteltiere verdrängt. Osborn (1906 S. 841) vermutet, daß die kleinen Pflanzenfresser (*Oreodon*, *Mesohippus*), welche im Mitteloligozän massenweise in Süddakota und Nebrasca lebten, die *Titanotheres*-Riesen durch ihre Konkurrenz vernichtet haben. Jede Art versucht zuerst den besten Platz an der Sonne zu erringen, indem sie dem Gegner zuvorkommt. Die Entscheidung wird auch hier abhängen von irgendwelchen Vorzügen der Organisation, etwa von größerer Schnelligkeit und besseren Sinnesorganen, ganz besonders aber von der Fruchtbarkeit oder, genauer gesagt, von der Adultenziffer. Ich verstehe hierunter die Zahl der Nachkommen eines Paares, welche durchschnittlich bis zur Geschlechtsreife heranwachsen. Sie hängt von sehr vielen verschiedenen Faktoren ab, und zwar in erster Linie von der Vermehrungsziffer, d. h. von der Zahl der von einem Paar abgesetzten entwicklungsfähigen Eier oder ungeschlechtlich erzeugten Keime. Von dieser Zahl gehen viele Individuen zugrunde, ehe sie zur Fortpflanzung gelangen, und bedingen dadurch die Vernichtungsziffer (Weismann 1904, S. 39). Es besteht also die Gleichung: Vermehrungsziffer—Vernichtungsziffer=Adultenziffer. Die verschiedensten Momente tragen dazu bei, um der Vernichtung der Jugendformen entgegenzuwirken: Schutz von seiten der Eltern durch Brutpflege, Nester, Eierkapseln, Laichumhüllung usw., robuste Konstitution der Larven und Jugendstadien im Kampfe gegen klimatische Gefahren und Vorzüge des Baues

oder der Instinkte im Kampfe gegen die belebte Natur. In dem Konkurrenzkampfe der Arten spielt der Schutz der Eier, Embryonen und Jugendformen demnach eine enorme Rolle und tritt uns daher in endloser Mannigfaltigkeit bei Tieren und Pflanzen entgegen. Jede kleine Verbesserung in der Dicke der Eischale, in der Art ihrer Ablage, in der Schutzfärbung der Larven, in der Festigkeit des Kokongespinstes oder in andern Verhältnissen, deren Bedeutung sich zunächst ganz der Beurteilung entzieht, kann die Vernichtungsziffer etwas herabsetzen und damit die Zahl der fortpflanzungsfähigen Individuen erhöhen. Der Unterschied mag zuerst nur sehr gering sein, er wird sich aber im Laufe der Generationen immer mehr verstarken und schließlich zur Verdrangung der weniger fruchtbaren Art führen. Der Konkurrenzkampf zweier Arten oder Varietäten hat also jenen Vorgang zur Folge, den wir oben (S. 88) mit Pearson als »reproduktive Selektion« oder mit v. Ehrenfels als »sekundative Auslese« bezeichneten.

Zum besseren Verständnis des Gesagten lasse ich hier folgen eine

### Übersicht der Formen des Interspezial- bzw. Intervarietal-kampfes.

- I. Direkter oder Aggressivkampf: Der Verfolger (häufig ein Parasit) bedroht Leib und Leben seiner Beute (des Wiets); die eine Art steht der andern als ihr Todfeind gegenüber.
  - a) partiell-destruktiv: ein Teil der Individuen der verfolgten Art unterliegt; die übrigen bleiben erhalten auf Grund gewisser Vorzüge.
  - b) oszillierend: der Verfolger ist unbedingt auf die andre Art als seine Beute angewiesen und beraubt sich selbst der Existenzmöglichkeit in dem Maße, als er sie vernichtet.
  - c) total-destruktiv: der Verfolgerrottet die andre Art allmählich aus, schafft sich aber gleichzeitig für sie Ersatz durch Angriffe auf eine neue Art.
- a) und b) führen nicht zum Untergange der angegriffenen Art und sind daher milde Formen des Aggressivkampfes, welche

zur Regulierung des organischen Gleichgewichts im Haushalte der Natur dienen.

- b) wirkt züchtend (transformierend) auf den Verfolger, wenn günstige Variationen die angegriffene Art verbessern und die verfolgende gezwungen ist, entsprechend zu variieren oder unterzugehen.
- c) wirkt züchtend auf die verfolgte Art, denn sie wird vernichtet, falls nicht durch günstige Variationen der Kampf in eine milder Form übergeführt wird.

II. Indirekter oder Konkurrenzkampf: beide Arten machen sich den Besitz derselben Lebensgüter (Raum, Licht, Nahrung usw.) streitig, ohne aber aggressiv sich gegenüberzutreten. Es siegt die Art mit der größten Fruchtbarkeit (Adultenziffer) = reproduktive Selektion, indem der Gegner verdrängt wird.

---

Obwohl mir diese Ausführungen über den Interspezialkampf eigentlich selbstverständlich erscheinen, fehlt es doch nicht an Forschern, welche anderer Meinung sind, und die sich sowohl gegen die Verdrängung, wie gegen die züchtende Wirkung ausgesprochen haben.

a) Eine Verdrängung wird geleugnet von Pfeffer (1894, S. 24) auf Grund des folgenden Gedankens: wenn eine solche Verdrängung stattfände, so müßte sie sich so rasch, d. h. in so wenigen Jahren abspielen, daß sie sich der Beobachtung nicht entziehen könnte. Derartige Beobachtungen sind aber nicht bekannt; folglich kommt die Verdrängung einer Stammform durch eine Varietät nicht vor. Den Beweis dafür, daß eine solche Verdrängung sich immer sehr rasch abspielen muß, erbringt Pfeffer in der folgenden Weise.

Wenn eine neue Rasse die Stammform verdrängen will, so muß sie einen größeren Vermehrungskoeffizienten haben. Der normale Koeffizient ist = 1, d. h. für jedes Tier, welches stirbt, tritt ein neues ein, und die Individuenzahl bleibt im allgemeinen für jede Generation konstant. Wäre nun einmal der Koeffizient der Varietät = 2, so würden vorhanden sein in der ersten Generation = 2, in der zweiten = 4, in der dritten = 8, in der  $n$ ten =  $2^n$  Exemplare. Bei einer einjährigen

Art würden nach 20 Jahren etwa eine Million Individuen der neuen Rasse existieren, welche die Platze der Stammform eingenommen und diese verdrängt haben müßten. Da nun in einem Gebiete selten so viele Exemplare einer Art vorhanden sein werden, so müßte sich dieser Vorgang so rasch abspielen, daß er den Naturforschern nicht verborgen bleiben könnte.

Hiergegen ist nun folgendes zu sagen.

Erstens sind die Verdrängungen einer Art durch eine andre oft beobachtet worden. Zu den oben (S. 244) erwähnten Beispielen fuge ich noch folgende. Die Wanderratte hat bei uns die Hausratte sehr erheblich dezimiert; *Mus sylvaticus* dringt zuweilen in die menschlichen Wohnungen ein und verscheucht die Hausmaus; in manchen Jagdtreieren haben die Hasen an Zahl abgenommen in denselben Maße wie die Kaninchen zunahmen (s. Giebel, Landwirtschaftl. Zoologie, Glogau 1869, S. 92). In ähnlicher Weise sollen auf den größeren griechischen Inseln nur Hasen, auf den kleineren nur Kaninchen vorkommen (Erhard, Fauna der Cycladen 1858). Nach Bate (Proc. Zool. Soc. 1905, II, S. 323) leben auf den kleinen Inseln an der Küste von Kreta nur Kaninchen, auf der Hauptinsel selbst nur Hasen. Nach Lonnberg (1905) ist der deutsche Hase, *Lepus europaeus*, nach dem südlichen Schweden verpflanzt worden und hat sich mit dem dort heimischen, im Winter weiß werdenden *Lepus timidus (variabilis)* gekreuzt. Anfangs waren solche Bastarde häufig und an ihrem intermediären Charakter zu erkennen; in jungster Zeit findet man jedoch an gewissen Stellen nur *L. europaeus*, ein Beweis, daß die andre Art verdrängt worden ist. Nach einer Notiz im »St. Hubertus« (1899, Okt.) spielt sich derselbe Prozeß in Kurland ab. *Astacus leptodactylus* dringt von Galizien und Rußland langsam gegen Westen vor und zwingt den kleineren Verwandten (*fluviatilis*), ihm Platz zu machen. Voigt hat in der Umgebung von Bonn die Verbreitung der *Planaria alpina* studiert und gefunden, daß sie nur im Oberlauf einzelner Bache des Hunsrück vermutlich als Relikt aus der Eiszeit vorkommt. Sie wird zurückgedrängt von einem andern Relikten, *Polycelis cornuta*, welche ihrerseits vor der aus der Rheinebene vordringenden *Planaria gonocephala* das Feld raumt. Voigt (1905) konnte denselben Verdrangungsprozeß für gewisse Quellbäche im Hohen

Venn nachweisen. Maßgebend scheint hauptsächlich die Sommertemperatur der Quellen und Bäche zu sein, da diese bei beiden Eiszeitrelikten die geschlechtliche Vermehrung herabsetzt. »Aber *Pol. cornuta* besitzt auch noch die Fähigkeit, sich im Sommer ungeschlechtlich durch Teilung zu vermehren, während *Pl. alpina* sich allein auf geschlechtlichem Wege fortpflanzt. Dies gibt *Pol. cornuta* in Bächen mit warmer Sommertemperatur das Übergewicht, denn der ganze Verdrängungsvorgang beruht auf einem Wettbewerb um die Nahrung, bei welchem die in größerer Individuenzahl auftretende Art die weniger zahlreich vertretene ganz allmählich aushungert« (S. 189). Auf ozeanischen Inseln haben zufällig oder absichtlich eingeschleppte und dann verwilderte Formen die einheimische Fauna und Flora oft verdrängt oder in ihrer Verbreitung erheblich eingeschränkt, so z. B. auf St. Helena und auf Juan Fernandez. Ferner berichtet Schauinsland (1900, S. 14) von den hawaiischen Inseln, daß die einheimische Vogelwelt rapid zurückgeht vor importierten Arten. Auf Molokai haben sich chinesische Fasanen, kalifornische Schopfwachteln, *Turtur chinensis*, der amerikanische Fink *Corpodacus frontalis* und der Spatz riesig vermehrt. Auf Oahu ist der vor wenigen Jahren aus Indien eingeführte Meina-Vogel *Acridotheres tristis* schon so unverschämt, daß er geradezu verhaßt ist. »Der gewöhnliche Reisende wird auf den hawaiischen Inseln fast nur diese Fremdlinge sehen, und ich bin überzeugt, daß die Mehrzahl der Bewohner Honolulus einen Vertreter der heimischen Vogelwelt, wenn überhaupt, so doch jedenfalls nur höchst selten lebend zu Gesicht bekommen hat.« In ähnlicher Weise sind Michaelsen und andre Regenwürmerspezialisten zu dem Schlusse gekommen, daß in Argentinien, Chile, Australien und am Kap der guten Hoffnung die einheimischen Terrikolen sehr erheblich von eingeschleppten Arten verdrängt worden sind. Solche Prozesse haben sich auch oft in wenigen Jahrzehnten ganz in Übereinstimmung mit der Pfefferschen Berechnung abgespielt, so daß es also nicht richtig ist, wenn Pfeffer (S. 25) sagt, es wäre »ganz gewiß nicht der Fall,« daß man »die Arten sich von Jahr zu Jahr verändern« sehe, wobei mit »verändern« gemeint ist, daß eine Art an die Stelle der andern tritt. Ich erinnere z. B. an die Wasserpest, *Elodea canadensis*, welche in den letzten Jahrzehnten sich in Deutschland

ungemein ausgebreitet hat und andre Wasserpflanzen nicht aufkommen läßt. Nach einer Mitteilung der Allgemeinen Fischereizeitung (1901, S. 6) kann man ihrer Herr werden, indem man sie aus dem betreffenden Teiche zunächst nach Möglichkeit entfernt und dann *Lemna* einsetzt. Indem diese Pflanze die Oberfläche rasch überzieht, unterdrückt sie die Wasserpest, und kann selbst wieder später durch Eintreiben von Enten ausgerottet werden. Die so häufig beobachtete Tatsache, daß importierte Fremdlinge — man denke an den Spatz, die *Littorina littorea*<sup>1</sup>, den Schwammspinner (*Lymantria dispar*), den Goldaftter (*Porthesia chrysorrhoea*), den Rapsweißling (*Pieris rapae*), die Spargelkäfer (*Crioceris asparagi* und *rufipunctata*), den Ulmenblattkäfer (*Galeruca xanthomelaena*) und die Hessenfliege (*Cecidomyia destructor*) in den Vereinigten Staaten — sich so sehr vermehren, daß sie bald zur Plage werden, erklärt sich erstens daraus, daß hierzu meist »gemeine« Arten genommen werden, d. h. solche, die sich schon in ihrer Heimat einer großen Fruchtbarkeit und Widerstandskraft erfreuen, und zweitens aus dem Umstande, daß sie in ihrem neuen Wohngebiete die alten natürlichen Feinde nicht vorfinden. Solche Einwanderer werden um so leichter in der neuen Heimat festen Fuß fassen, je mehr sie von deren Bewohnern differieren und daher nicht dieselben Feinde haben. So stellte z. B. Asa Gray fest, daß von 162 Pflanzengattungen, welche sich in Nordamerika eingeburgert hatten, mehr als 100 neu waren. Solche Erscheinungen zeigen klar, wie intensiv der Interspezialkampf beständig arbeitet.

Daß von zwei oder von mehreren Varietaten (Sorten, Rassen) die eine die andre auf Grund größerer Fruchtbarkeit oder stärkerer Konstitution verdrängt, ist dem Tier- und Pflanzenzüchter eine geläufige Erscheinung. Der letztere macht z. B. häufig die Erfahrung, daß eine importierte edle Getreidesorte sich auf dem Felde nicht rein hält, sondern von Jahr zu Jahr verschlechtert. Der Grund ist, daß das Saatgutmaterial nicht rein war, sondern eine zweite oder dritte Sorte in einzelnen Körnern enthielt, und daß diese unerwünschten Beimischungen allmählich die Oberhand gewinnen.

<sup>1</sup> Diese Schnecke muß nach Walter (1910) um 1875 bei Woods Hole eingewandert sein, denn Verrill erwähnt die zwei ersten Exemplare aus diesem Jahre. 1880 trat sie bei New Haven auf und war 20 Jahre später das gemeinsten Mollusk an den Küsten von Neu-England.

Wie sich solche Verdrängungen einer Art durch eine andre noch jetzt vor unsren Augen abspielen, so läßt sich derselbe Prozeß im großen an den fossilen Tieren und Pflanzen verfolgen (s. S. 239). Jede geologische Periode hat ihre bestimmte Fauna und Flora, und wo zwei derselben aneinander stoßen, gehen ihre Bewohner vielfach ganz allmählich ineinander über, ein Zeichen, daß die jüngeren Lebewesen die älteren im Laufe der Zeit aus dem Felde geschlagen haben. So hat sich in Schweden nach der Eiszeit die Flora so verändert, daß fünf Perioden nach den vorherrschenden Charakterpflanzen unterschieden werden: die Dryas-zeit mit *Dryas octopetala* und *Salix*-Arten, die Birkenzeit, die Kiefern-zeit, die Periode der Eichenflora und endlich diejenige der Buchen- und Fichtenflora, in welcher die Kulturpflanzen durch den Menschen Eingang fanden. Alle solche Tatsachen lassen keinen Zweifel an der Tatsache der Verdrängung aufkommen. Wer sie leugnet, muß mit ebenso vielen übernatürlichen Schöpfungen rechnen.

Zweitens ist es nicht richtig, daß die Möglichkeit einer Verdrängung nur auf einem größeren Vermehrungskoeffizienten beruht. Eine Art mit schwächerer Vermehrung kann sehr wohl eine solche mit stärkerer verdrängen, wenn sie sonst nur irgendwelche vorteilhafte Eigenschaften besitzt, welche ein allmäßliches numerisches Übergewicht herbeiführen. Sie kann z. B. aktiv die andre Art vernichten oder besser gegen Feinde geschützt sein, eine größere konstitutionelle Widerstandskraft haben, die Jungen rascher entwickeln oder diesen eine bessere Brutpflege zuteil werden lassen. Jede Art erzeugt eben viel mehr Nachkommen, als überhaupt leben können, und bei zwei rivalisierenden Arten kommt es weniger darauf an, ob diese Vermehrungsziffer etwas größer oder kleiner ist, als darauf, daß sie sich sonst durch Selektionswerte unterscheiden, welche die Vernichtungsgröße herabsetzen und damit die entscheidende Adulenziffer steigern. Die Arve (*Pinus cembra*) wird z. B. in den Alpen mehr und mehr verdrängt durch die Lärche und die Fichte, weil sie in dreifacher Weise benachteiligt ist: ihre Samen sind ungeflügelt und verbreiten sich daher schwer; sie keimt meist erst im zweiten Jahre nach der Aussaat; sie wächst in der Jugend sehr langsam und wird daher leicht von schnellwüchsigen Unterholzpflanzen erdrückt (s. Rikli, Nat. Wochschr. 9, 1910, S. 145—154). Nur wenn zwei konkurrierende

Formen für den Kampf ums Dasein gleich gut ausgerüstet sind, kommt der Vermehrungsziffer eine entscheidende Bedeutung zu. Da konstante Varietäten sich aber meist in der Lebensweise von der Stammform unterscheiden, wird dieser Fall nicht oft eintreten. Ich halte also den Pfeffersehen Satz (S. 24): »die neue Rasse bzw. Art muß, wenn sie zur herrschenden werden soll, einen größeren Vermehrungskoeffizienten haben als die unveränderte Art« für irrig und bin sicher, daß alle aus ihm gezogenen Schlüsse ebenfalls irrig sein müssen. Schon Wallace hat in seiner berühmten Abhandlung, in welcher er das Prinzip der natürlichen Zuchtwahl zum erstenmal zusammen mit Darwin (1858) verkundete, gezeigt, daß die Häufigkeit bzw. Seltenheit einer Art nicht von der Vermehrungsziffer abhängt, sondern von der größeren oder geringeren Anpassung. Die Wandertaube von Nordamerika legt nur ein oder höchstens zwei Eier und zieht meist nur ein Junges auf, bildete aber früher trotzdem ungeheure Schwärme, weil das brillante Flugvermögen der Art stets gestattete, Nahrung zu finden. Viele Vögel halten sich bei uns nur dadurch, daß sie durch den Zug den Nahrungsman gel im Winter vermeiden. Spechte sind in Deutschland viel seltener als in den Tropen, vermutlich weil sie nicht ziehen.

Drittens ist auch die Pfeffersche Prämisse irrig, daß normalerweise der Vermehrungskoeffizient = 1 ist, d. h. die Individuenzahl einer Art in einem Gebiet annähernd konstant ist. Diese Zahl mag in einzelnen Fällen, z. B. bei den Amseln eines Stadtparks, immer ziemlich gleich groß sein, und es mag in solchen Fällen möglich sein, die »Durchschnitts- oder Normalziffer« (Weismann 1902, I, S. 52) einer Art festzustellen. Aber was für solche mehr oder weniger künstliche Bedingungen gilt, trifft nicht zu für die freie Natur. Hier schwankt sie beständig auf und ab, sie sinkt bald unter 1, d. h. die Individuenzahl nimmt ab, bald steigt sie. Tausend kleinere und größere Faktoren, namentlich klimatische und örtliche, spielen hier hinein, und die ganze komplizierte Kette der Wechselwirkungen, denen das einzelne Tier im großen Haushalte der Natur ausgesetzt ist, vereinigt sich zu diesem Resultat, welches jedem Pächter eines Jagdgebiets und jedem Insekten sammler bekannt ist, daß eine Spezies in dem einen Jahr häufig, in dem nächsten relativ selten ist, und daß manche Formen langsam aus einem

Gebiet verschwinden, während neue dafür auftauchen. So beobachtete ich im August 1907 eine große Libellenart und *Pentatomia rufipes* in Zinnowitz in sehr großen Mengen, während sie in demselben Monat des folgenden Jahres nur vereinzelt zu sehen waren. Nach einer Notiz in »Natural Science« (11, 1897, S. 79) scheinen z. B. *Apis cancriiformis* und *Artemia salina* in England seit 1850 ausgestorben zu sein, gar nicht zu reden von den vielen Arten, welche durch die Kultur des Menschen im günstigen oder ungünstigen Sinne beeinflußt werden. So haben in unsrer heimischen Vogelwelt sich manche Arten von Jahr zu Jahr an Individuen vermehrt (Turmfalke, Storch, Schleiereule, Ringeltaube, Rebhühner, Star, Amsel, Haubenlerche), während andre (Uhu, Kiebitz, Kolkkrabe, Waldhühner, Wachtel, Adler) immer seltener werden. In Rothamstead in England (s. de Vries 1906, S. 62) hat man das prozentuale Verhältnis der Arten auf den natürlichen Wiesen studiert. »Es ändert sich fortwährend. Nicht zwei aufeinander folgende Jahre zeigen genau dieselben Verhältnisse. Einmal überwiegt die eine Art, ein andermal eine oder mehrere andre Arten.« Aus allem folgt, daß durchaus nicht immer der Interspezial- bzw. Intervarietalkampf sich rasch abzuspielen und daher leicht nachweisbar zu sein braucht. Er kann sich über lange Zeiträume erstrecken. Bald gewinnt die eine, bald die andre Art wieder die Oberhand, bis schließlich irgend ein entscheidender Umstand die Kraft der einen definitiv bricht, ähnlich wie im Menschenleben zwei Konkurrenzgeschäfte oder zwei ebenbürtige Säbelfechter lange miteinander ringen können, bis endlich irgend ein Umstand nach der einen oder der andern Seite die Wagschale sinken läßt.

Aus den genannten drei Gründen scheinen mir Pfeffers Ansichten nicht richtig zu sein. Der Interspezialkampf muß im Laufe längerer Zeitperioden sehr oft zu Verdrängungen einer Art durch die andre geführt haben. Wir kennen viele Formen, die kosmopolitisch sind oder jedenfalls ein sehr weites Verbreitungsgebiet besitzen, namentlich unter den karnivoren Spezies, und von denen es doch als sicher gelten darf, daß sie von einem »Ursprungszentrum« stammen. Hand in Hand mit dieser allmählichen Ausbreitung muß ein Rückgang vieler Formen, die als Nahrung dienten oder die gleiche Nahrung beanspruchten, eingetreten

sein. Oben habe ich darauf hingewiesen, wie grimmig der Konstitutionalkampf in den Zeiten geologischer Klimaschwankungen getobt haben muß. Hierdurch wurde aber natürlich auch ein intensiver Interspezialkampf veranlaßt, indem die in ihrer Konstitution geschwachten Arten von starkeren verdrängt wurden.

b) Nach Wigand, Kassowitz, Goette und manchen andern Autoren soll der Interspezialkampf nicht imstande sein, die Arten umzugestalten, er soll nicht züchtend wirken können. Wenn die Wanderratte die Hausratte verdränge, so gehe diese eben zugrunde oder werde wenigstens recht selten, beide Spezies aber blieben das, was sie vorher gewesen seien. Kassowitz (1899, S. 131) gibt den Interspezial- und Konstitutionalkampf zu, verneint aber »mit der größten Entschiedenheit«, daß diese beiden Arten des Kampfes zur Heranbildung »irgend einer adaptiven Einrichtung« geführt haben. Ich habe schon oben (S. 238—41) auseinandergesetzt, daß dies für den Konstitutionalkampf nicht zutrifft, indem durch ihn gerade diejenigen kleinen morphologischen Charaktere zur Herrschaft gelangen, welche die größere Widerstandsfähigkeit bedingen. Ebenso gehört nur ein wenig biologisches Verständnis dazu, um einzusehen, daß in vielen Fällen auch der Interspezialkampf züchtend wirken muß.

Erstens werden durch ihn die unendlich vielen Schutz- und Verteidigungsmittel gezüchtet, durch welche Tiere und Pflanzen sich ihrer Verfolger zu erwehren trachten. Man denke an die Panzer, Schutzhullen, Schalen, Stacheln, Nesselzellen, Schleimdrüsen, Giftdrüsen und elektrischen Organe, an Schutzfärbungen und Mimikry, an das Sichttotstellen, Sichverstecken, an Autotomie und die vielen Instinkte der Brutpflege, um rasch sich zu vergegenwärtigen, welch ein immenser Kreis von Einrichtungen langsam durch den Kampf der Arten vervollkommen worden ist. Daß dieser gleichsam wie eine Schraube ohne Ende wirkt und diese Schutzmittel von Stufe zu Stufe bis zur jeweilig überhaupt möglichen Höhe treibt, liegt natürlich daran, daß die Verfolger sich an ihre Beutetiere gewöhnen und diese daher gezwungen sind, in ihren Anpassungen fortzuschreiten entweder durch Vervollkommenung ihrer Organe oder durch Vermehrung der Nachkommenschaft. Es ist natürlich sehr schwer, eine Vorstellung von der

Intensität des an einer Lokalität herrschenden Interspezialkampfes zu gewinnen, weil hierzu eine sehr genaue biologische Kenntnis der einzelnen Arten nötig ist. Es liegen daher nach dieser Richtung nur vereinzelte Angaben vor. So schließt z. B. Heincke (Wissensch. Meeresuntersuchungen N. F. I, 1896, S. 141) aus seinen Beobachtungen, daß bei Helgoland der allergrößte Teil der Meeresmollusken keines natürlichen Todes stirbt, sondern gefressen wird von andern Mollusken (*Natica*), Würmern, Seesternen (*Asteracanthion rubens*, *Astropecten müllerii*), und Fischen (Plattfische, Rochen, Seewolf, Schellfische).

Zweitens kann durch den Interspezialkampf die Alleinherrschaft von Varietäten veranlaßt werden. So hat Jameson (1898) kürzlich berichtet, daß in der Bai von Dublin auf dem North Bull, einer drei englische Meilen langen und von der Nordküste nur durch einen schmalen Kanal getrennten Sandinsel, welche nachweislich höchstens etwa 120 Jahre alt ist, sich eine sehr helle, sandfarbige Varietät von *Mus musculus* findet, die auch biologisch abgeändert hat, indem sie nicht die Löcher anderer Tiere benutzt, sondern ihre eignen Gänge gräbt<sup>1</sup>. Sie verdankt ihre Alleinherrschaft wahrscheinlich dem Umstande, daß durch Eulen und Falken alle dunklen Exemplare ausgerottet wurden. Jameson zitiert ferner eine Arbeit von Kane (1896), welcher auf einer kleinen Insel an der SW-Küste von Irland eine schwarze Rasse des Spanners *Camptogramma bilineata* gefunden hat und diese darauf zurückführt, daß auf den dunklen Felsen alle weißen Exemplare durch Möven ausgemerzt worden sind. Die Bildung einer Varietät kann auch so stattfinden, daß das verfolgte Tier sich an eine neue Lebensweise gewöhnt, die dann die Organisation verändert, indem nur diejenigen Tiere erhalten bleiben, welche zufällig biologisch abändern. So hat sich die Hausratte vielerorts auf die Böden der Häuser und Scheunen zurückgezogen und der stärkeren Wanderratte die Terrains auf und unter der Erde überlassen. Es ist in diesem Falle zwar noch keine morphologische

<sup>1</sup> P. Matschie (in Naturwiss. Wochenschr. 13, 1898, S. 551) vermutet, daß die höhlengrabende Form eine *Mus sylvaticus* sei, wofür spricht, daß nach Jameson Exemplare mit weißen Füßen und mit einem Schwanz, der länger ist als der Körper, vorkommen. Der Wert der Beobachtung würde hierdurch nicht geändert werden.

Veränderung erfolgt, aber jeder wird zugeben, daß sie in ähnlichen Fällen zweifellos oft eintreten muß und dann zwar direkt durch die veränderte Umgebung, indirekt aber durch den Interspezialkampf hervorgerufen ist.

Drittens ist es möglich, daß im Intervarietalkampf eine Varietät die Stammform vollständig verdrängt, weil sie fruchtbarer oder stärker ist oder sonst irgend einen Vorteil besitzt. Die Art als solche ist damit umgezüchtet worden, denn sämtliche Individuen derselben tragen jetzt ein andres Gepräge als die Stammform. So hat z. B. *Papilio turnus* im Norden und Osten der Vereinigten Staaten gelbe Weibchen, im Süden und Westen aber schwarze, welche den schwarzen *Papilio philenor* imitieren. Diese schwarzen Weibchen müssen also die ursprünglichen gelben verdrängt haben. Ahnliche Beispiele sind auch von andern mimetischen Schmetterlingen bekannt, bei denen die Mimikry sich nur über einen Teil des Verbreitungsgebiets erstreckt, während auf einem andern noch die ursprünglichen Formen leben. — Bei den Feigenchalcidiern haben einige Arten zwei Sorten von Mannchen, geflügelte und ungeflügelte; die meisten Spezies hingegen nur ungeflügelte, so daß bei diesen vermutlich die geflügelte Sorte ausgemerzt wurde. Vgl. hierzu den Abschnitt über biologische Isolation (s. Register)

### 3. Der Intraspezialkampf

zwischen den Genossen derselben Art um Nahrung, Raum, Gelegenheit zur Fortpflanzung usw., ist nach Darwin die heftigste Form des Kampfes ums Dasein, denn nach seiner Auffassung muß die Konkurrenz um so rücksichtsloser sein, je mehr sich die Rivalen in bezug auf ihre Bedürfnisse gleichen. Ausschlaggebend für die Selektion sind hierbei die kleinen individuellen Unterschiede in der Organisation, der Fruchtbarkeit und in den Instinkten bzw. psychischen Fähigkeiten, wofür Haacke den Ausdruck dotationelle Selektion eingeführt hat im Gegensatz zu der schon früher besprochenen konstitutionellen Auslese. Es lassen sich hier dieselben zwei Hauptformen unterscheiden, welche wir bei dem interspezialen Kampfe kennen gelernt haben.

I. Der direkte oder aggressive Intraspezialkampf: die Artgenossen fressen sich gegenseitig oder die stärkeren töten die schwächeren oder verdrängen sie von den Futterplätzen. Diese Form zeigt sich eigent-

lich nur bei den Tieren, da die Individuen einer Pflanzenspezies nicht die Mittel haben, übereinander herzufallen, sondern sich höchstens verdrängen durch schnelleres Wachstum oder andre Vorzüge. Dieser intraspezifische Aggressivkampf tritt in drei, meist scharf geschiedenen Weisen auf:

a) als Kampf zwischen ungleichalterigen Artgenossen. So fressen Raubtiere, Nager, Schweine nicht selten ihre Jungen, welche sie anfangs gesäugt haben, auf; der männliche Stichling baut bei Beginn der Brunstzeit ein kunstreiches Nest, bewacht die Eier und die jungen Fischchen, um nachher plötzlich an der eignen Brut sich zu vergreifen. Der Magen der Frösche ist zuweilen ganz vollgepfropft von den Kaulquappen der eignen Art. Während in diesen und ähnlichen Fällen die Jungen durch die Alten dezimiert werden, finden wir, daß ungekehrt die Coccinellidenlarven nach Schröder (1902, S. 27) häufig die noch nicht erhärteten Puppen der eignen Art fressen, selbst wenn sie genügend andre Nahrung (Blattläuse) zur Verfügung haben.

b) als Kampf zwischen gleichalterigen Artgenossen, namentlich sobald ein Individuum erkrankt oder sonstwie geschwächt ist. Die Helgoländer Fischer binden den Hummern, welche in einem schwimmenden Bassin frei im Meere gehalten werden, die Scheren zusammen, weil sie jeden frisch gehäuteten Bruder erbarmungslos auffressen. Auch die eben ausgeschlüpften Hummer zeigen schon diesen Kannibalismus, der auch für viele andre Krebse konstatiert ist. Die Weibchen vieler Spinnenarten verfolgen die kleineren Männchen auf das grimmigste. Skorpione müssen in der Gefangenschaft einzeln gehalten werden, da sie sonst übereinander herfallen, und der Stärkere den Schwächeren durch Stich mit dem Endstachel tötet. Forellenbarsche werden vielfach in Karpfenbrutteichen gehalten, um ein Überhandnehmen der Kaulquappen zu verhindern. Haben die Fische sich aber zu stark vermehrt, so fressen sie sich gegenseitig auf, was auch für Hechte und andre Raubfische gilt. In zoologischen Gärten dürfen nur gleich starke und gesunde Eulen in demselben Käfig gehalten werden, weil jedes erkrankte Tier sofort von seinen Genossen verschlungen wird. Reischeck (Verh. Internat. Zool. Kongreß Berlin 1901, Jena 1902, S. 1002) beobachtete den fast fluglosen neuseeländischen Höhlenpapagei (*Stringops habroptilus*) in seiner Heimat und berichtet, daß die Männchen sich

gegenseitig mit dem Schnabel an der Kehle packen, wobei das schwächere zuweilen getötet wird, und als er einst mehrere Männchen und Weibchen in demselben Käfig hielt, um sie auf einer unbewohnten Insel auszusetzen und vor dem Aussterben zu sichern, lohnten ihm die Männchen dies damit, daß sie vier Weibchen in einer Nacht totbissen. Ebenso fallen Hamster und Maulwürfe über ihre Artgenossen her. Bei Säugetieren, welche mehrere Junge werfen, beginnt der Kampf um die Zitzen unter den Geschwistern schon bald nach der Geburt: die stärkeren verdrängen die schwächeren, so daß diese nicht selten verhungern.

c) als Brunstkampf der Männchen untereinander, namentlich bei polygamischen Arten, worauf ich im Kapitel über die sexuelle Selektion näher eingehen werde.

II. Der indirekte oder Konkurrenzkampf der Artgenossen ist bei den Tieren und Pflanzen überaus häufig. Er äußert sich als Wettbewerb um die gleichen Lebensgüter, um Nahrung, Raum, Licht, Gelegenheit zur Fortpflanzung, zum Nisten und dergleichen in tausendfältiger, in jedem Lebensabschnitt wechselnder Weise. Manche Forscher mit geringer biologischer Erfahrung haben behauptet, daß für viele Tiere, namentlich für herbivore Arten, ein Nahrungsmangel nie eintreten könne. Für Hasen, Kaninchen, Feldmäuse und ähnliches Getier sei die Tafel stets überreichlich gedeckt. Das für den Menschen so wichtige Prinzip von Malthus (*Die Vermehrung ist stärker als die Zunahme der Nahrungsmittel*), von dem Wallace und Darwin ausgegangen waren, dürfe daher nicht auf die Tiere ausgedehnt werden. Solche Forscher vergessen, daß der Kampf ums Dasein sich in Krisen, in periodischen Zeiten der Not äußert. Wenn wochenlang tiefer Schnee die Erde deckt oder im Spätsommer eine Periode großer Dürre einsetzt, dann wird für viele Arten die Nahrung knapp, und alle schwächeren Individuen gehen zugrunde. Pritchard (*Through the heart of Patagonia 1902*) fand ganze Haufen von Guanacoskeletten, welche in dem strengen Winter 1899 vor Hunger und Kälte gestorben waren. Aber selbst in normalen Jahren ist keineswegs immer ein Nahrungsüberfluß vorhanden. Sonst wäre es unverständlich, daß alle drei (bzw. vier) Jahre die Maikäfer besonders zahlreich und in den dazwischen liegenden Jahren regelmäßig weniger häufig sind. Der erste Jahrgang findet das

Terrain noch verhältnismäßig unbesetzt und kommt daher leicht über die kritische Jugendzeit hinweg, während die zwei folgenden Jahrgänge dieser Konkurrenz nicht gewachsen sind. Dazu kommt weiter, daß viele Arten zeitweise oder dauernd in großer, manchmal ungeheurer Individuenzahl zusammen leben — man denke an die Vögel zur Zugzeit, Raupennester, Nonnenepidemien, Heuschrecken- und Heringsschwärme —, und daß dann der Nahrungswettbewerb sehr scharf wird. Coccinellidenlarven gehen oft zugrunde, nachdem sie die Blattläuse desselben Busches gefressen haben, weil sie die in geringer Entfernung befindlichen Blattlauskolonien nicht finden, was praktisch einem Mangel an Nahrung gleichkommt. Auf einer Korallenbank findet ein intensiver Wettbewerb statt um feste und auch in andrer Hinsicht geeignete Punkte, welche zur Festheftung der Larven dienen können. Auf einer Wiese machen sich Tausende von Keimlingen den Raum streitig, während im Urwald alle Pflanzen untereinander um Raum und um Licht ringen. Die Männchen einer Art konkurrieren indirekt untereinander um die Weibchen, indem diejenigen mit den besten Bewegungs- und Sinnesorganen die Weibchen zuerst auffinden und befruchten. Nirgends ist diese Auslese schärfster als bei der Honigbiene, bei der die ausschwärrende Königin von Hunderten von Drohnen verfolgt wird, die überwiegend demselben Stock entstammen, also Brüder der Königin sind und von denen nur eine kopuliert; vielleicht liegt hierin der Grund, weshalb bei dieser Art die intensive Inzucht nicht zur Degeneration geführt hat, indem sie ihr Gegengewicht in jener Selektion findet. Bei den solitären Bienen und vielen andern Insekten erscheinen die Männchen früher als die Weibchen, was zur Folge haben muß, daß sie zunächst einer Auslese unterworfen werden bezüglich ihrer Imaginalcharaktere, die um so intensiver sein muß, je später die Weibchen auftreten. Daher deutet Demoll (1908) die Proterandrie als eine Anpassung, welche nur tadellose Männchen zur Kopula gelangen läßt. Weitere Angaben über die sexuelle Auslese folgen in einem späteren Kapitel.

Zum Intraspezialkampf wird man in vielen Fällen auch den Kampf der Varietäten untereinander oder mit der Stammform rechnen können, wenn nämlich die Abarten sich nur morphologisch, aber nicht in der Lebensweise unterscheiden. Das letztere aber dürfte bei den konstanten

Abarten die Regel sein. Gegen die dotationelle Auslese haben sich viele Forscher (z. B. Mivart, Nägeli, Spencer, Haacke, Pfeffer, Delage) ausgesprochen auf Grund des Satzes, daß kleine individuelle Unterschiede überhaupt keine Entscheidung über Leben und Tod oder über die Zahl der Nachkommen herbeiführen, also nie Selektionswert haben können. Ich habe diesen Einwand oben (S. 109) ausführlich zu widerlegen versucht und brauche deshalb hier nicht auf ihn zurückzukommen. Ich möchte hier nur noch einmal an zwei besonders wichtige Punkte erinnern, nämlich erstens daran, daß es inkonsequent ist, wie es so oft geschieht, die konstitutionelle Selektion anzuerkennen und die dotationelle zu leugnen, denn eine stärkere Konstitution beruht sehr oft auf kleinen morphologischen Differenzen, wie sie beim Menschen z. B. häufig zwischen Geschwistern und sogar Zwillingen beobachtet werden. In einer Familie mit vielen Kindern wird man immer beobachten, daß einige besonders gut gedeihen, während andere schwächlich sind trotz gleicher Pflege. Dies gilt für Menschen ebenso sehr wie für Mäuse, Hunde und Huhner. Wir sprechen von einem phthisischen oder apoplektischen Habitus, um damit kleine Abweichungen von den normalen Körperproportionen zu bezeichnen, welche eine Disposition zur Erkrankung erfahrungsgemäß bedingen. Ebenso bekannt ist, daß unabhängig von den Genitalorganen das männliche Geschlecht für diese (z. B. Lepra, Bluteukrankheit, Diabetes), das weibliche für jene Erkrankungen besonders empfänglich ist, was ebenfalls beweist, daß kleine Unterschiede im Bau Selektionswert haben können. Der zweite Punkt ist, daß die Zahl der Nachkommen und die Pflege derselben sehr oft in hohem Maße abhängt von dem individuellen Wohlbefinden, daß dieses aber leicht von Kleingkeiten wesentlich beeinflußt wird. Eine einzige Bremse, welche sich auf einem Saugetier so niederzusetzen vermag, daß sie nicht verscheucht werden kann, vermag dasselbe so zur Verzweiflung zu bringen, daß es seine Jungen verläßt. Manche scheinbar nutzlose Einrichtungen erklären sich aus solchen Erwägungen, so z. B. die Haare vor der Penisöffnung und dem Ohrkanal vieler Sauger und das Stummelschwanzchen beim Reh, welches den Anus vor Insekten schützt. Man sei daher nicht zu rasch bei der Hand mit dem Urteil, daß dieses oder jenes kleine Organ, diese oder jene Farbe oder Zeichnung bedeutungslos seien. Hierzu

ist eine sehr genaue Kenntnis der Lebensweise und Existenzbedingungen notwendig (vgl. S. 113, I.).

Schließlich sei hier noch des Einwandes von Heincke (1898, S. XCIII) gedacht, welcher besagt, daß im Grunde genommen alle Individuen gleich gut ausgerüstet seien, denn wenn auch *A* in einer Eigenschaft besser sei als *B*, so sei dafür *B* wieder in einem andern Organ bevorzugt, und wenn ein Merkmal bei *A* extrem nach der Plusseite ausgebildet sei, so wären dafür andre nach der Minusseite entwickelt. »Die Summe der Quadrate der Abweichungen der einzelnen Eigenschaften vom idealen Typus ist bei allen Individuen einer Familie (Rasse) dieselbe und zugleich ein Minimum.« Da nun im Kampf ums Dasein nicht die einzelne Eigenschaft, sondern das Zusammenspiel aller entscheidet, so sind alle Artgenossen als gleich gut organisiert anzusehen, und die Züchtung einer besseren Rasse durch Überleben der bevorzugten Individuen ist ausgeschlossen. Zu diesem Resultat gelangte Heincke auf Grund der Messungen von Tausenden von Heringen. Ich halte das-selbe für ein total irriges Produkt von Stubengelehrsamkeit aus folgenden Gründen. Erstens basiert dieses Ergebnis auf den Messungen von an-nähernd ausgewachsenen Heringen, die also alle das Sieb der Selektion schon mehr oder weniger passiert hatten und gar kein Urteil darüber ge-statten, wie viele minderwertige Exemplare ursprünglich unter ihnen waren. Zweitens entscheidet im Kampfe ums Dasein durchaus nicht immer die Summe aller Eigenschaften, sondern sehr oft eine bestimmte Leistung. Drittens gibt Heincke (S. C) selbst zu, viele kranke, ver-stümmelte und verkrüppelte Heringe beobachtet zu haben, wodurch die Ungleichwertigkeit der Artgenossen bewiesen ist, denn selbst wenn diese sich eine Zeitlang zu halten vermögen, so müssen sie bei der nächsten »Krise« in der Mehrzahl unterliegen. Heinckes Ansichten sind ebenso irrig, als wenn jemand aus der Betrachtung unsrer Regimenter schließen wollte, alle deutschen Jünglinge seien kerngesund, oder daß etwaige Krüppel durch ihre Leiden nicht benachteiligt seien, da ja der Schaden durch andre Eigenschaften kompensiert würde.

Die transformierende Wirkung der intraspezifischen Kampfformen wird in derselben Weise zu beurteilen sein wie beim Interspezialkampf, denn hierfür ist es gleichgültig, ob sich gleiche oder fremde Arten gegen-

überstehen. Der Aggressivkampf wird dahin führen, daß die stärksten und gesundesten Tiere erhalten bleiben, wodurch die Art vor Degeneration bewahrt oder, wenn günstige Variationen vorhanden sind, verbessert wird. Der Konkurrenzkampf wird in vielen Fällen durch den Grad der Fruchtbarkeit entschieden werden, der ja wieder von den Details der Organisation abhängt; in andern Fällen wird der Erfolg direkt von der Güte einzelner Organe bedingt werden, indem z. B. das schnellste Individuum zuerst die beste Nahrung für sich beansprucht oder zuerst zur Kopulation gelangt. Hierdurch wird ebenfalls die Art auf der Höhe der Anpassung erhalten oder nach der günstigen Seite abgeändert.

#### 4. Gleichzeitigkeit der verschiedenen Formen des Kampfes ums Dasein.

Die im vorstehenden analysierten Erscheinungen der Konstitutional-, Interspezial-, Intraspezial- und Katastrophalauslese können sich gleichzeitig für jedes Altersstadium einer Art, vom Ei bis zur sexuellen Reife, abspielen, womit natürlich nicht gesagt ist, daß sie in jedem Moment alle auftreten. Im Gegenteil, die verschiedenen Formen pflegen nur von Zeit zu Zeit sich zu äußern, aber trotzdem durfte kein Entwicklungsstadium einer freilebenden Art von ihnen verschont bleiben. So entsteht jene unendlich wechselvolle Kette von Vorgängen, welche wir nur mit dem Ausdruck »Kampf ums Dasein« kurz zusammenfassen können, und die nur der versteht, welcher mit biologisch geschultem Auge das komplizierte Ineinandergreifen aller natürlichen Faktoren im Kreislauf des Jahres zu würdigen weiß. Wer sich ein Urteil bilden will, wie verschiedenartig sie schon bei der einen Klasse der Sauger sind, lese den interessanten Aufsatz von Osborn (1906): The causes of extinction of Mammalia. Da wir eben vom Heringe sprachen, so sei daran erinnert, wie mannigfaltig der Interspezialkampf dieses Tieres verläuft, indem Feinde aus allen Klassen des Tierreichs ihn bedrohen. Der abgesetzte Laich wird von Seesternen, Krustern und Grundfischen gefressen, das junge pelagisch lebende Fischchen wird von den verschiedensten Planktonfressern bedroht, und dem erwachsenen schillernden Meeresbewohner jagt ein Heer von Feinden nach, von denen hier nur die wichtigsten genannt sein mögen: Mensch — *Gadus morrhua, virens, pollachius* — *Lota molva, Scomber scomber, Thynnus vulgaris, Salmo salar* —

*Acanthias vulgaris* und andre Haie — Wale aus den Gattungen *Balaenoptera*, *Delphinapterus*, *Hyperoodon*, *Globiocephalus*, *Orca* und *Phocaena* — Seehunde — *Sula bassana*, *Alca torda*, *Uria*-, *Colymbus*- und Mövenarten. Selbstverständlich steht der einzelne Hering diesen Verfolgern oft völlig wehrlos gegenüber, wie irgend einer andern katastrophalen Übermacht. Aber in sehr vielen Fällen werden gewisse Individuen auf Grund ihrer Organisation den Gefahren zu entgehen wissen. Die Heringsfischer dürfen ihre Fleete (Schwebenetze) nur nachts auslegen, weil am Tage die Fische sie dank ihrer großen Augen meiden. Wie oft nun ein Hering mit geringerem Schwermögen in dem Netze sich fängt, während das besser sehende Individuum zur Seite schwimmt, läßt sich nicht feststellen, aber daß häufig eine derartige Auslese vorkommt, wird wohl niemand leugnen. Ebenso werden die andern Schutzmittel des Herings: die große Fruchtbarkeit, welche auf 30 000 Eier im Jahre geschätzt wird; der Umstand, daß diese am Boden festgeheftet werden, in dessen Schlupfwinkel die Fischchen in den ersten Tagen ihres Lebens sich verborgen halten; die Schutzfarbe des Körpers (oben grün-glänzend, unten weißlich); endlich das brillante Schwimmvermögen — als »Anpassungen« ihren Zweck erfüllen und viele vor dem Untergange bewahren, so daß trotz aller Verfolgungen die Art sich hält.

Um noch ein Beispiel aus einer andern Tierklasse zu geben, so verweise ich auf den Kiefernspinner, *Lasiocampa pini*, an der Hand der eingehenden Untersuchungen von Eckstein (Zool. Jahrb. [Sept.] 31, 1911). Von den etwa 200 Eiern, welche ein ♀ durchschnittlich absetzt, schlüpfen nur 82% aus; die übrigen 18% sterben, zum Teil, weil eine Chalcidide in ihnen schmarotzt. Wieviel Eier von Meisen und Goldhähnchen gefressen werden, entzieht sich der Beurteilung. In den Raupen leben als Parasiten drei Arten von Ichneumoniden, zwei Braconiden, zwei Chalcididen und 16 Fliegen. *Cimbex*- und *Pentatomawanzen* saugen sie aus. *Calosoma sycophanta* stellt ihnen als Larve und als goldglänzender Käfer nach, und eine ganze Schar von Vögeln (Buchfink, Saatkrähe, Elster, Eichelhäher, Kohlmeise, Goldhähnchen, großer Buntspecht, Kuckuck) sucht sich an ihnen zu mästen. Dazu kommen Flacherie und andre Darminfektionen. Während der Winterruhe der Raupe unter Moos, die einmal, zuweilen auch zweimal stattfindet, drohen neue, wohl meist

klimatische Gefahren, denen immer viele Individuen zum Opfer fallen. Zuweilen tritt ein Pilz, *Cordiceps militaris*, als Massenvernichter auf diesem Stadium auf. Endlich verfolgen Ziegenmelker und andre Vögel den ausgeschlüpften Falter. Man darf annehmen, daß die Mehrzahl der geschlechtsreifen Tiere, welche diese Kette von Gefahren glücklich überstanden haben, über eine gute Konstitution verfügen.

Solche Beispiele beweisen, daß der Kampf ums Dasein das Mittel ist, dessen sich die Natur bedient, um das organische Gleichgewicht zwischen den Bewohnern eines Gebiets aufrecht zu erhalten, jenes relativ konstante Zahlenverhältnis der Individuen der zusammenlebenden, sich gegenseitig bedingenden Tiere und Pflanzen. Vermehrt oder vermindert sich ein Glied in dieser Kette durch irgend einen Umstand in ungewöhnlichem Maße, so werden zahlreiche andre Glieder ebenfalls günstig oder ungünstig beeinflußt. So hat das Eingreifen des Menschen auf die Tier- und Pflanzenwelt der Erde enorm eingewirkt, so hat in Spanien die schonungslose Vernichtung der Singvögel die Heuschreckenplage hervorgerufen, und jede Nonnenepidemie greift nicht nur in den Bestand unsrer Walder ein, sondern schädigt damit indirekt viele andre Organismen. Wenn wir jetzt nicht selten in einer Gegend solche Störungen des Gleichgewichts (extreme Temperaturen, Infektionskrankheiten, Heuschreckenschwärme, Überschwemmungen u. dgl.) beobachten, welche keine dauernden Veränderungen der Zusammensetzung der Lebewelt veranlassen, so beweist dies nur, daß die Tiere und Pflanzen an sie schon angepaßt sind, daß also die gleichen oder ähnlichen Störungen früher wiederholt aufgetreten sein müssen. Als sie zum ersten Male sich zeigten, konnten sie nicht ohne Folgen gewesen sein, wie die ozeanischen Inseln beweisen, auf denen Kasinchen oder Ziegen ausgesetzt wurden oder deren sich der Mensch mit all seinen Kulturformen bemächtigte.

#### 5. Intensität der verschiedenen Kampfformen.

Einige Forscher haben zu ermitteln gesucht, in welcher Form der Kampf ums Dasein vornehmlich auftritt. Obwohl Darwin im dritten Kapitel des »Ursprungs der Arten« an vielen Beispielen die Abhängigkeit einer Art von andern Arten schildert, stellt er doch am Schlusse den Satz auf, daß der Kampf ums Dasein fast immer am schärfsten

»zwischen den Individuen oder Varietäten derselben Art« ausfällt und gibt zum Beweise an, »denn sie besuchen dieselben Gebiete, verlangen dieselbe Nahrung und sind denselben Gefahren ausgesetzt«. Hiergegen hat Rolph (1884, S. 80ff.) mit Recht bemerkt, daß wir über die verwickelten Wechselbeziehungen, welche über Sein oder Nichtsein der Individuen einer Art entscheiden, eigentlich immer zu wenig wissen, um jenen Satz von Darwin zu unterschreiben. Es ist sehr gut möglich, daß die eine Art (z. B. im hohen Norden oder am Rande der Wüste) besonders durch den Konstitutionalkampf dezimiert wird, während eine andre sich besonders gegen Parasiten zu wehren hat und bei einer dritten das Ringen am heftigsten zwischen den eignen Artgenossen wütet. Ferner sind ja selbst die verschiedenen Altersstadien einer Art ganz verschiedenen Gefahren ausgesetzt, und es wird ganz unmöglich sein, die wechselnden Vernichtungsziffern annähernd so genau zu bestimmen, daß sie miteinander verglichen werden können. Wer vermöchte anzugeben, wieviel Austernlarven katastrophal durch ungünstige Strömungen vernichtet werden, wie viele den Schwankungen der Temperatur und des Salzgehalts zum Opfer fallen, wie viele nach ihrer Festheftung von Seesternen, Schnecken und Grundfischen gefressen werden! Auf Grund solcher Erwägungen halte ich jenen Satz von Darwin in seiner Allgemeinheit nicht für richtig, obwohl er natürlich für viele Arten zutreffen wird; er ist wenigstens nicht aufrecht zu erhalten, wenn man den Konstitutionalkampf vom Intraspezialkampf trennt. Denn im allgemeinen wird der Intraspezialkampf besonders intensiv sein bei günstigen klimatischen Verhältnissen, also bei geringem Konstitutionalkampf, weil dann die katastrophale Vernichtung der Jugendlichen gering ist und daher viele Individuen in Wettbewerb treten. Umgekehrt wird in der Regel der Intraspezialkampf schwächer entwickelt sein, wenn die Jugendformen stark dezimiert werden..

Wie Darwin nach der einen Seite über das Ziel hinausschießt, so Kropotkin (1902, S. 5) nach der andern, wenn er auf Grund seiner Beobachtungen in Sibirien behauptet, daß, »obwohl eine ungeheure Menge von Krieg und Vernichtung zwischen verschiedenen Arten und besonders zwischen verschiedenen Klassen von Tieren sich abspielt, dennoch gleichzeitig ebensoviel oder vielleicht sogar mehr gegenseitige Unterstützung, Hilfe und Verteidigung zwischen Tieren derselben Art

oder wenigstens derselben Gesellschaft vorkommt». Er verweist auf die gesellig lebenden Tiere und behauptet, daß sie gerade wegen dieser Lebensweise innerhalb ihrer Klasse die höchste Stufe der Intelligenz und Körperorganisation erreicht haben. Dies trifft für einige Gruppen (Papageien, Affen, Ameisen, Bienen) zu, während die gesellig lebenden Antilopen und Nager sich nicht durch besondere Intelligenz auszeichnen. Man kann auch zugeben, daß soziale Tiere vielfach zusammenarbeiten und sich unterstützen durch gemeinsame Abwehr der Feinde, Ausstellen von Schildwachen und andre Maßnahmen, aber trotzdem ist es total irrig, zu glauben, daß eine Konkurrenz zwischen den Artgenossen fehlt. Unter Hunderten von Drohnen gelangt nur eine zur Kopulation, und gerade bei polygamen Tieren kampfen die Mannchen untereinander äußerst erbittert. In Zeiten der Not verdrängen die stärksten und schnellsten Individuen die schwächeren von den Futterplätzen und erzeugen mehr Nachkommen. Der Tierbestand einer Gegend hängt nicht, wie Kropotkin richtig bemerkt, davon ab, wie viele Individuen zur günstigsten Jahresperiode, sondern zur ungünstigsten ihr Fortkommen finden. Die Krisen im Kampf ums Dasein bestimmen das Geschick der Art, und während derselben konkurrieren die Artgenossen auf das heftigste. Mag der Intraspezialkampf sich auch nur relativ selten zeigen, er bleibt für die Evolution nicht minder wichtig. Ich finde in dem interessanten Buche von Kropotkin einen richtigen Gedanken, daß nämlich die soziale Lebensweise einen Vorteil im Kampfe ums Dasein bedeutet, und einen falschen, daß hierdurch der Intraspezialkampf fast aufgehoben wird. Dieser Trugschluß wird schon durch die Geschichte der Menschheit und durch zahlreiche Beobachtungen an Tieren völlig hinfällig. Francé (1907) beruft sich in seinem an vielen Stellen sehr kritiklos geschriebenen Buche über den heutigen Stand der Darwinschen Fragen auf Kropotkin und glaubt, daß jetzt der Lehre vom Kampf ums Dasein jede Berechtigung entzogen sei, obwohl Kropotkin doch nur die eine Form desselben bestreitet, alle übrigen aber zugibt. Wozu sollten sich überhaupt die Tiere helfen, wenn sie nicht bedroht wurden (vgl. S. 117, Anm.)!

Johnson (1912) behauptet, daß innerhalb einer Art der Kampf um die Nahrung (sustentative selection) nur eine untergeordnete Rolle

spiele, denn die Adulenziffer (s. S. 246) sei nie so groß, daß die vorhandene Nahrung nicht ausreiche. Dieser Satz mag für viele herbi- und omnivore Tiere zutreffen, und sicherlich spielt auch bei den Pflanzen der Kampf um die anorganische Nahrung eine sehr geringe Rolle. Aber bei langandauerndem Schneefall gehen Hasen, Krähen und viele kleine Vögel oft massenweise zugrunde, weil die erreichbare Nahrung nicht ausreicht. Wie oft solche Krisen in wechselnder Form bei den verschiedenen Arten vorkommen, entzieht sich unsrer Kenntnis. Da der Planktongehalt des Süßwassers sehr variiert, mag auch eine *Hydra* oder eine Bryozoe zuweilen Hunger leiden. Viele Kaltblüter können erstaunlich lange ohne Nahrung leben, eine Anpassung, die wohl nicht entstanden wäre, wenn der Tisch immer reichlich gedeckt wäre.

#### 6. Oberes, unteres und mittleres Gebiet der Elimination.

Die Frage, ob der Abänderungsspielraum nur ein unteres Gebiet der Auslese (im Sinne von Elimination) oder auch noch ein oberes umschließt, ist von Ammon (1896, S. 28 ff.) am gründlichsten behandelt worden. Bei fast allen meßbaren Variationen oder solchen, die sich sonst irgendwie in eine natürliche Skala (Farben) einreihen lassen, hat sich gezeigt, daß dieselben der Gaußschen Wahrscheinlichkeitsformel folgen, d. h. daß mit wechselnder Entfernung vom Mittel die Häufigkeit des Vorkommens immer rascher abnimmt. Ordnet man nun sämtliche beobachtete Fälle einer Variation (etwa die Länge eines Flügelknochens) zu einer Wahrscheinlichkeits- oder Häufigkeitskurve an, so ist es klar, daß es ein unteres Gebiet der Elimination geben muß: alle Knochen unter einer bestimmten Länge werden nicht genügend leistungsfähig sein und daher ausgemerzt werden. In dem genannten Beispiel wird es sicherlich auch ein oberes Gebiet der Elimination geben, denn wenn der Knochen zu lang wird, so wird er zu schwer beweglich und daher weniger leistungsfähig. Bestimmte Anpassungen erfordern fast immer ein bestimmtes Größenverhältnis der einzelnen Teile. Wird dieses daher nach der positiven oder negativen Seite überschritten, so sinkt die Leistungsfähigkeit, und es muß daher jenseits einer oberen und einer unteren Linie des Abänderungsspielraums das Gebiet der oberen bzw. der unteren Elimination beginnen. Zwei Gebiete der Elimination

werden demnach immer dann vorhanden sein, wenn für ein Organ eine mittlere Größe am günstigsten ist, die Extreme nach beiden Seiten aber schädlich sind, sei es, daß dadurch das Organ selbst geschädigt oder ein benachbartes Organ korrelativ in Mitleidenschaft gezogen wird. Die S. 184 erwähnten Untersuchungen von Bunipus (1899) an den Sperlingen, die in einem Unwetter zugrunde gingen, bestätigen das Gesagte, insofern sie im Vergleich mit den Überlebenden sämtlich länger und schwerer waren und einen kurzeren Oberarm hatten. Ammon erinnert an die menschlichen Verhältnisse, wo das untere Gebiet, dasjenige, in dem die Auslese am grausamsten wirkt, von dem Proletariat dargestellt wird, während es an der oberen Grenze die geistig exzessiv veranlagten Naturen, die Talente und Genie, verfolgt. In allen solchen Fällen übt die Selektion eine konservative Wirkung aus, indem sie die Organismen nur auf der Höhe der jeweilig erforderlichen Anpassung erhält, die Extreme nach jeder Richtung aber, wie Wallace (1896, S. 483) sagt, »kontinuierlich oder intermittierend« ausmerzt.

Im Gegensatz zu dieser zweiseitigen Elimination stehen einige Organe, bei denen immer oder fast immer nur eine einseitige Ausmerzung stattfinden kann. Wenn bei der allmählichen Verkleinerung rudimentärer Organe Selektion überhaupt mitspielt, so wird wohl nur in den seltensten Fällen ein Nachteil aus einer zu weitgehenden Rückbildung entstehen. Hier wird als Regel höchstens ein oberes Eliminationsgebiet vorhanden sein. Ferner kann ein Sinnesorgan wohl kaum zu leistungsfähig sein, d. h. innerhalb der Grenzen der individuellen Variabilität ist wohl nur eine Vernichtung möglich von Tieren, die zu schlecht sehen oder hören, aber nicht von solchen, die zu gute Augen oder Ohren besitzen. Denkbar ist ja natürlich, daß ein Tier ein so feines Gehör hat, daß es darunter leidet, indem es z. B. durch jedes kleine bedeutungslose Geräusch unnötigerweise aufgeschreckt wird, ähnlich wie man sich in einer Großstadt gegen die moderne Klavierseuche zuweilen Ohren wünscht, die wie bei einem *Galago* zusammenfaltbar sind. Aber derartige Fälle kommen in der Natur wohl kaum vor, denn mit zunehmender Feinhörigkeit wächst auch das Unterscheidungsvermögen. Ich verstehe deshalb nicht recht, wie Weismann (1892, S. 585) dazu kommt, vom Auge des Falken zu sagen, es »genügt zur Existenz der

Art und schließt deshalb eine jede weitere Steigerung der Augengüte auf dem Wege der Naturzüchtung vollkommen aus«. Ich meine, auch in diesem Falle muß die Selektion wirken, falls nur die für sie notwendigen Vorbedingungen, d. h. selektionswertige Variationen, vorhanden sind.

In einzelnen Fällen kann auch ein mittleres Gebiet der Elimination vorhanden sein, wenn nämlich die extremen Varianten nach beiden Seiten begünstigt sind. Die Folge wird dann eine Spaltung der Art in zwei Varietäten sein. Ein gutes Beispiel hierfür hat uns R. v. Wettstein (1900) geliefert. Eine Anzahl Gebirgswiesenpflanzen aus den Gattungen *Alectorolophus* (Klappertops), *Euphrasia* (Augentrost) und *Gentiana* (Sectio *Endotrichia*) sind »saisondimorph«, d. h. sie treten in einer frühblühenden und einer spätblühenden Sippe auf, welche vor bzw. nach der Heuernte zur Blüte kommen. Ihre nächsten Verwandten, welche an solchen Stellen leben, wo nicht gemäht wird, sind »monomorph« und repräsentieren zweifellos den ursprünglichen Zustand, welcher durch das regelmäßig zur Sommerszeit erfolgende Eingreifen des Menschen in zwei Rassen gespalten wurde, indem nur die Individuen mit extremer Blütezeit erhalten blieben. Man kann sich leicht vorstellen, daß ähnliche Fälle vorkommen, daß z. B. von einer viel verfolgten Tierart die größten Individuen wegen ihrer Stärke sich behaupten und die kleinsten, weil sie besonders leicht passende Schlupfwinkel finden, während die mittleren Größen zugrunde gehen.

---

**Andre Klassifikationen des Kampfes ums Dasein.** Anhangsweise mögen jetzt noch einige Versuche, die Wirkungen und Formen des Kampfes ums Dasein zu klassifizieren, welche von andern Forschern herrühren, besprochen werden.

a) Askenasy (1872, S. 43 ff.) unterscheidet drei verschiedenartige Folgen des Kampfes ums Dasein:

I. eine rein negative, zerstörende. Viele Pflanzenkeime gehen zugrunde, weil sie auf ungünstigen Boden fallen. Die überlebenden aber werden dadurch nicht besser. »So hätte also seit undenklichen Zeiten ein überaus heftiger Kampf um das Leben von den Organismen geführt werden können, ohne daß wir an dem Bau derselben irgend eine

Spur wahrnehmen könnten, die auf das Bestehen eines solchen Kampfes hinweisen würde.« Askenasy meint hiermit das, was ich als katastrophale Elimination bezeichne;

2. eine erhaltende, konservierende, indem die schädlichen Variationen unterdrückt werden und der Organismus auf der Höhe der Anpassung gehalten wird;

3. eine auswählende und kombinierende. Diese ist die wichtigste, und man hat sie hauptsächlich im Auge, wenn man von natürlicher Zuchtwahl spricht. »Hierin zeigt sich der Kampf um das Leben wirklich schöpferisch, indem er durch Ansammlung und Verbindung verschiedenartiger Variationen neue Formen oder Einrichtungen schafft, die ohne ihn nie hätten entstehen können; Einrichtungen, welche die Anpassung der Organismen an ihre äußeren Lebensbedingungen herstellen.«

Eine vierte, ebenfalls sehr wichtige Folge des Kampfes ums Dasein wird von Askenasy nicht erwähnt, nämlich seine extensive Wirkung. Er treibt beständig die Organismen zu immer weiterer Ausbreitung und zur Annahme neuer Lebensgewohnheiten, zwei Faktoren, die dann wieder auf die Organisation einwirken. Vgl. Kap. V, 1.

b) Eine sehr ausführliche Analyse der verschiedenen Formen der Auslese hat Gulick (1890, S. 329ff) gegeben. Sein Schema siehe S. 272

Wer diese Liste durchsieht, findet sofort darin eine Menge Ausdrücke, die an sich durchaus unverständlich sind, und von denen man daher nicht behaupten kann, daß sie als Termini technici glücklich gewählt seien. Man kann ein erfahrener Zoologe sein und doch ratlos vor einer «unbalanced sustentational domination» stehen, obne auch nur zu ahnen, was der Autor damit hat andeuten wollen. Derartige Kunstausdrücke pflegen sich nicht einzubürgern. Zur Erklärung derselben diene folgendes. Balanced Selection ist nach Gulick eine Auslese der Durchschnittsexemplare einer Art, wodurch alle minderwertigen Individuen ausgemerzt werden, die Art als solche aber nicht verändert, sondern nur auf der Höhe der Anpassung erhalten wird.

Unbalanceed Selection nennt Gulick die Auslese der vom Durchschnitt abweichenden, irgendwie begünstigten Formen. Sie allein führt zur Umanderung der Art. Man konnte diese Begriffe demnach viel klarer ausdrücken durch die Worte »nichttransformierend« und »transformierend«.

Komparative Selektion ist eine Auslese, bei welcher die Rivalität der Individuen einer Art nicht zur Geltung kommt, sondern nur der Grad der Anpassung an die Umgebung entscheidet. Superlative Selektion

## Forms of Selection

Environmental Selection	Adaptational Selection			Rational Selection		
	Natural Selection		Artificial Selection			
Reflexive Selection	Balanced	Active	Comparative	Balanced	Active	Comparative
	Unbalanced	Passive	Superlative	Unbalanced	Passive	Superlative
Conjunctional Selection			Institutional Selection			
Balanced	Balanced	Sexual	Comparative	Balanced	Ecclesiastical	Comparative
	Unbalanced	Social	Superlative	Unbalanced	Military	Superlative
Dominational Selection			Filio-parental	Nidificational	Sanitary	
Unbalanced	Sustentational Domination	Protectional			Penal	
Balanced		Nidificational				
		Nuptial				

entspringt aus dem Wettbewerb der Individuen einer Art um die gleichen Güter des Lebens. Diese beiden Begriffe lassen sich klarer ausdrücken durch »ohne Konkurrenz« und »mit Konkurrenz«.

»Aktiv« nennt Gulick die Selektion, wenn sie resultiert aus einem verschiedenen Gebrauch der Kräfte des Organismus, unabhängig von einer Veränderung der Umgebung. »Passiv«, wenn die Umgebung des Tieres sich ändert durch örtliche Prozesse oder durch Wanderung desselben in eine andre Gegend. Hierfür ließe sich also im Interesse der Deutlichkeit sagen: bei konstanter bzw. bei veränderter Umgebung.

Glücklicher ist Gulick gewesen bei Aufstellung der zwei Hauptkategorien: Environale Selektion = Auslese in Beziehung zur Umgebung, und Reflexive Selektion = Auslese durch die Beziehungen der Artgenossen zueinander, aber ohne Bezug auf die sonstige Umgebung. Jedoch sind dieselben Gegensätze schon in den Worten komparative und superlative enthalten.

Eine Erklärung der »Conjunctional Selection« vermisste ich bei Gulick, doch kann darunter wohl nur verstanden sein eine Auslese solcher Individuen, welche am meisten die Fähigkeit besitzen, mit Artgenossen zur Erhaltung der Spezies zusammenzuwirken. Es kann sich dieses Kooperieren erstrecken auf die Geschlechtstätigkeit, die Pflege der Nachkommenschaft und auf soziale Instinkte. Habe ich in dieser Hinsicht Gulick recht verstanden, so müßte freilich der Zusatz »comparative« fehlen, denn eine Kon-

kurrenz der Individuen muß hierbei stets stattfinden. Neuerdings (Gulick, 1905, S. 139) finde ich bei ihm die Erklärung: «Conjunctional selection, produced by cooperation of individuals especially by means of the coordination of instincts and habits with qualities.»

Unter «Dominational Selection» versteht Gulick eine Auslese derjenigen, die zwar nicht besser an die Umgebung angepaßt sind als die übrigen Artgenossen, aber ihnen doch überlegen sind «in appropriating advantages», im Ausnutzen von Vorteilen. Er unterscheidet vier Formen, je nachdem die Tiere im Erwerb des Unterhalts, in der Fähigkeit sich zu schützen, Nester zu bauen und sich in den Besitz der Weibchen zu setzen voneinander differieren. Das Wort *nidificational* soll sich vielleicht nicht bloß auf den Nestbau, sondern allgemein auf den Schutz der Jungen beziehen, denn es ist klar, daß die Liste der Dominational Selection viel größer ausfallen mußte, wenn solche spezielle Verhältnisse wie der Nestbau darin Aufnahme finden.

In seiner jüngsten großen Arbeit (1905, S. 139) stellt Gulick noch folgende Kategorien auf:

Impregnational Selection durch Einrichtungen zur Erzielung einer möglichst großen Fruchtbarkeit: a) Dimensional Selection, b) Structural Selection, durch passende Länge oder Struktur der bei der Befruchtung tätigen Organe, c) Potential Selection, durch Koordination der Keimzellen, d) Fecundal Selection, durch richtiges Zahlenverhältnis der Geschlechter.

Regressive Selektion, Auslese von Formen mit niederen Merkmalen.

Auf die rechts vom Mittelstrich des Schemas stehenden Selektionsformen, welche alle dadurch ausgezeichnet sind, daß sie unter der Verstandesherrschaft des Menschen stehen, gehe ich nicht näher ein, da sie leichter zu verstehen sind. Er hat diese Kategorien neuerdings vermehrt um die Prudential Selection durch Eheverzogerung oder Nachkommenverhinderung.

Die Gulicksche Klassifizierung scheint mir einen großen Nachteil zu haben. Obwohl sie logisch unanfechtbar ist, läßt sie die wirklich wichtigen Beziehungen zu wenig vor den unwichtigen hervortreten. Man bedenke, daß die Dominational Selection nur Tiere umfaßt, welche an die Umgebung gleich gut angepaßt sind. Sie unterscheiden sich voneinander «not through being better fitted to the environment or to the organized methods of cooperation and assistance, but through being better able to overcome or outdo their rivals of the same species». Es kann sich also dann nur um eine konstitutionelle Auslese handeln. Dieses Gebiet wird in vier Unterabteilungen gegliedert, während die wichtigen Gegensätze in der Auslese, die durch den Inter- bzw. Intraspezialkampf hervorgerufen werden, aus dem Schema überhaupt nicht ersichtlich sind, da sie zusammengefaßt werden als Superlative Natural Selection. Ferner läßt sich die konjunktionale Selektion wohl nicht immer scharf von der dominationalen trennen, beide umfassen das Geschlechtsleben (sexual, nuptial) und die Pflege der Nachkommenenschaft (filoparental, *nidificational*). Wenn ein Hahn schönere Federn besitzt und deshalb mehr Hennen um sich sammelt, so ist dies sexuelle

Zuchtwahl und gleichzeitig dominationale, denn er verdrängt die übrigen Hähne. Ebenso wenn ein Weibchen durch bessere Brutpflege seinen Nachkommen eine größere Verbreitung sichert. Hier ist also offenbar die Klassifizierung etwas zu weit getrieben.

c) Kassowitz (1899, S. 131) unterscheidet folgende vier Arten des Kampfes ums Dasein:

1. den Kampf zwischen nahe verwandten Varietäten, Rassen oder Arten;
2. den Kampf einer ganzen Rasse, Varietät oder Art gegen belebte oder unbelebte feindliche Gewalten;
3. den Kampf zwischen Individuen derselben Art oder Rasse;
4. den Kampf der Individuen gegen äußere Feinde belebter oder unbelebter Natur.

Diese Übersicht deckt sich inhaltlich im wesentlichen mit der von mir gegebenen, aber sie ist nicht scharf logisch durchgeführt. Punkt 1 ist in 2 enthalten, denn wenn eine Rasse, Varietät oder Art gegen belebte Gewalten kämpft, so liegt darin als spezieller Fall, daß sie mit nahverwandten Arten rivalisiert. Ferner deckt sich 2 mit 4, denn der Kampf einer ganzen Art gegen belebte oder unbelebte Gewalten läßt immer hinaus auf einen Kampf der Individuen.

d) Weismann (1904, II, S. 315) unterscheidet vier Formen der Auslese: Germinal-, Histonal-, Personal- und Kormalselektion. Die ersten beiden werden im folgenden Kapitel behandelt werden; die Personalselektion wählt Individuen, die Kormalselektion Kolonien (Tier- oder Pflanzenstöcke eventuell auch Tierstaaten) aus. Ein Tierstock spielt im Kampfe ums Dasein dieselbe Rolle wie ein Individuum, und dasselbe gilt für solche soziale Insekten (Bienen), bei denen der ganze Staat von einem Weibchen abstammt und bei denen die Arbeiter unfruchtbar sind. Der Unterschied zwischen Personal- und Kormalselektion ist daher nur äußerlicher Art und deshalb oben von mir vernachlässigt worden.

e) Schallmayer (1910, S. 35) unterscheidet bei der natürlichen Selektion eine Elimination unreifer oder geschlechtsreifer Tiere. Erstere nennt er »natürliche Lebensauslese (Vitalselektion)«, eine Bezeichnung, die mit dem Gedankeninhalt sich nicht deckt; letztere nennt er »natürliche Fruchtbarkeitsauslese« und gliedert sie in geschlechtliche Zuchtwahl und »Prolifikationsauslese«. Alle diese Termini sind unglücklich gewählt, soweit sie neu sind.

f) Endlich sei noch der Ausdruck von Johnson (1912): letale Selektion (lethal selection) verzeichnet, welcher ebenfalls ungeschickt ist, da jede Elimination letal wirkt. Er soll das verschiedene Alter der eliminierten Geschöpfe bezeichnen.

### III. Kapitel.

## Die Hilfstheorien der Zuchtwahllehre.

### 1. Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl und andre Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere.

Die getrenntgeschlechtlichen Organismen, besonders die Tiere, zeigen in sehr vielen Fällen Charaktere, welche neben den Genitalorganen zur Unterscheidung der Geschlechter dienen können, da sie entweder nur dem einen Geschlecht zukommen oder bei Männchen und Weibchen in verschiedener Ausbildung angetroffen werden. Im Gegensatze zu den eigentlichen »primären« Genitalorganen mit ihren Anhangsdrusen werden sie zusammengefaßt als »sekundäre Geschlechtscharaktere«<sup>1</sup>. Es gehören hierhin also sämtliche, bei den Geschlechtern einer Art differente Merkmale, welche nicht unbedingt notwendig sind für die Fortpflanzung, sondern entweder nur zur Erleichterung derselben dienen, oder in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit ihr stehen. In den meisten Fällen läßt sich dieser Gegensatz scharf durchführen, indem die primären Charaktere auf Genitaldrusen, ihre Ausführungsgänge und die direkt mit ihnen verbundenen Organe (z. B. Drüsen, Schwellapparate, Penisknochen) beschränkt werden. In manchen Fällen jedoch treten Organe, welche ursprünglich nichts mit der Fortpflanzung zu tun haben, in den Dienst derselben und erlangen schließlich eine solche Bedeutung, daß die Tiere ohne sie nicht zeugungsfähig sind. Dann kann es zweifelhaft sein, ob man sie noch zu den sekundären oder schon zu den primären Geschlechtscharakteren rechnen soll. Ich rechne sie zu den primären, weil sich die Unterscheidung nur durchführen läßt, wenn man alle Organe, welche Keimzellen bilden oder vor

---

<sup>1</sup> Cunningham (1900, S. 43) braucht hierfür die Bezeichnung »unisexual characters«, welche aber nicht präzise ist, da aus ihr der Gegensatz zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen nicht ersichtlich ist.

der Befruchtung bei ihrer Aufbewahrung und Übertragung direkt beteiligt sind, als primär ansieht. Beispiele dieser Art sind die Pterygopodien an den Hinterflossen der Haie, die röhrenförmige, als Penis fungierende Analsflosse von *Anableps tetraphthalmus*, die zu Kopulationsorganen umgewandelten Abdominalbeine der Krebse, der Hektokotylus der Tintenfische (Fig. 59), die Spermatophorenflasche am Unterkiefer der Spinnen, die als Receptaculum seminis dienenden Kloakendrüsen der Salamander<sup>1</sup>. Während derartige Organe von offenbarem Nutzen sind und sich daher durch die natürliche Zuchtwahl oder durch Gebrauchswirkung erklären lassen, gibt es zahlreiche sekundäre Geschlechtscharaktere, z. B. die Schmuckfarben und der Gesang der männlichen Vögel, welche im Kampf ums Dasein keinen Vorteil gewähren, sondern eher schaden werden, weil sie die Tiere möglichst auffällig machen und daher die Blicke der Verfolger auf sich ziehen. Zur Erklärung derselben hat Darwin die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl aufge-

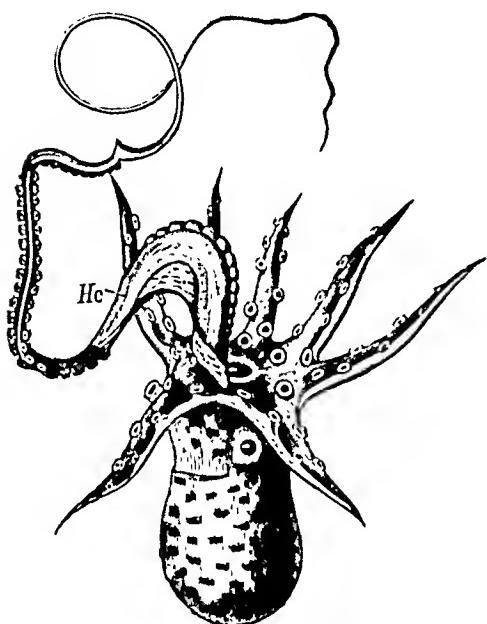


Fig. 59. *Argonauta argo*, ♂, mit Hektokotylusarm (Hc) zum Übertragen der Spermatophoren.

stellt, welche vielfach angegriffen worden ist, und deren Blößen sich ebenso leicht nachweisen lassen, wie es schwer ist, eine bessere Erklärung zu geben.

<sup>1</sup> Ein sekundärer Charakter, z. B. der zur Brutpflege dienende Uterus der Säuger kann aus einem primären hervorgehen oder auch umgekehrt im Laufe der Phylogenie zu einem primären werden, wenn z. B. ein Krebsbein zuerst zum Festhalten des ♀, später als Penis dient. Die hier vertretene Auffassung ist eine physiologische: alle Organe, welche direkt die Fortpflanzung (Befruchtung) ermöglichen, gelten als primär; diejenigen, welche sie indirekt unterstützen, als sekundär. Betrachtet man die Frage phyletisch, so hat allein die Gonade als primär zu gelten, weil sie ursprünglich allein vorhanden ist; alle übrigen Bildungen sind sekundär. Poll (1909, S. 348)

Zur Beurteilung ist es notwendig, sich der ungeheuren Vielgestaltigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere stets bewußt zu bleiben. Ich gebe hier daher zunächst eine durch einige Beispiele illustrierte Übersicht und Einteilung derselben, da ich mich nicht erinnere, eine solche irgendwo gesehen zu haben (Montgomery [1910] hat diese Übersicht abgekürzt). Als leitendes Prinzip lege ich die Bedeutung zugrunde, welche diese Organe für das Individuum bzw. für die Art haben. Bei Aufstellung dieser Liste habe ich nur die äußerlich sichtbaren oder sonstwie wahrnehmbaren Merkmale berücksichtigt, die inneren, welche sich auf die Lage der Eingeweide und andre Momente beziehen und die wohl immer in Korrelation stehen zu der verschiedenen Größe und Form des männlichen bzw. weiblichen Genitalapparats, sind vernachlässigt worden, ebenso wie auch die psychischen, die instinktiven und die rein physiologischen (Körperwärme, Pulszahl, Blutbeschaffenheit, Neigung zu Erkrankungen usw.) Unterschiede der Geschlechter.

#### Einteilung der äußerlichen sekundären Geschlechtscharaktere.

I. Gruppe: Charaktere, welche nützlich sind für den Besitzer bzw. dessen Nachkommen, aber in keiner direkten Beziehung zur geschlechtlichen Erregung stehen.

a) Differenzierungen der Organe, welche das Aufsuchen des andern Geschlechts erleichtern.

a) Sinnesorgane: starker entwickelte Fühler zum Riechen der ♀, so die gekämmten Fühler der männlichen Blattwespen und Spinner, die Fühlerkeule mit sieben langen Blättern bei *Melolontha* ♂ (bei dem ♀ sechs kurze Blätter), die längeren Fühler der männlichen Bockkafer, die verlängerten ersten Antennen der Daphnien ♂; größere Augen der ♂, so die Augen der Drohnen und vieler Fliegen ♂ (*Bibio*, *Dilophus*), welche so groß sind, daß sie am Scheitel zusammenstoßen; die großen

---

unterscheidet in diesem Sinne *essentiale* (germinale\*) und *akzidentale*\* Merkmale und gliedert die letzteren in *subsidiare*\* und *extragenitale*\*. Die letzteren entsprechen den sekundären. Beide Betrachtungsweisen haben ihre Berechtigung und schließen sich nicht aus. Die alte Hunter-Darwinsche ist aber kurzer und leichter verständlich.

turbanförmigen Augen bei Eintagsfliegen ♂ aus den Gattungen *Cloë* und *Potamanthus*.

- β) Bewegungsorgane: bei vielen Insekten haben die ♂ größere Flügel als die ♀ (Frostspanner, Fig. 78), bei vielen Parasiten bleiben allein die ♂ beweglich. Breitgelappte Schwimmflügel zur Brunstzeit an den Hinterbeinen von *Triton palmatus*. Rückenkamm der Molche.
- b) Differenzierungen zur Erleichterung der Begattung.  
Klammerorgane vieler Krebs-♂, z. B. der ersten Antennen der Kopepoden, verbreiterte Tarsen vieler Insekten-♂ (*Dytiscus*), Daumenschwiele der Anuren-♂, vergrößerte Mandibeln mancher *Andrena*-♂.
- c) Besondere Größe und Körperform des Weibchens durch ungewöhnliche Entwicklung des Ovars.  
*Termes*. Psychiden. Parasitische Krebse. Viele Spinnen.
- d) Besondere Größe des ♂: Löwe, Hirsch, Seelefant, viele Vögel.
- e) Differenzierungen zur Brutpflege.  
Milchdrüsen der weiblichen Säuger. Marsupium der Beuteltiere. Haarlosigkeit der Brust beim Weibe, um die Zitzen besser hervortreten zu lassen. Bruttasche des Seepferdchen-♂. Rückenwaben von *Pipa*-♀. Unter den Kopepoden tragen die ♀ von *Calocalanus plumulosus* und *pavo* auffallend lange federförmige Schwebborsten, die wohl das Tragen der Eiersäcke erleichtern. Breites Abdomen der Krabben-♀ zum Schutze der Eier.
- f) Differenzierungen zum Schutze oder Angriff (Kampf- und Verteidigungsorgane).
- a) passive: Schutzfärbung weiblicher Vögel. Mimikry bei solchen Schmetterlings-♀, deren ♂ sie nicht besitzen. Mähne des Löwen, Bison, Babuin. Federkragen des Kampfläufers (*Machetes pugnax*).
- β) aktive: Geweih der Hirsche (♂) und mancher Antilopen (*Strepsiceros kudu*, *Tragelaphus*- und *Cervicapra*-Arten), deren ♀ hornlos sind. Starke Eckzähne vieler Säger-♂. Stoßzahn des Narwals. Sporen der Hähne. Starker Schnabel des

Auerhahns (*Tetrao urogallus* ♂). Nasenhorn der Eidechse *Ceratophora stoddartii* ♂. Stärkere Zange bei *Forficula* ♂. Stachel der weiblichen Bienen. Verlängerte Scheren bei Krabben-♂ (*Stenorhynchus, Macrocheira*).

g) Färbungsunterschiede, welche das Erkennen der Geschlechter erleichtern («recognition marks» Wallace).

h) Unterschiede infolge verschiedener Lebensweise.

Das Korbchen der Arbeitsbiene. Flügellose ♂ mancher Feigenhalcidier und des im Wasser lebenden Hymenopters *Prestwichia aquatica*. Parasitische ♀ (Krebse, Strepsipteren) im Gegensatz zu ihren freibeweglichen ♂. Die neuseeländische *Heteralocha acutirostris* Gould, deren ♂ mit dem kurzen breiten Schnabel das feste Holz aufmeißelt, während das ♀ mit dem langen gebogenen Schnabel aus morschem Holz die Larven heraussucht.

## II. Gruppe: Erregungsorgane.

Sie finden sich fast ausschließlich bei den Männchen, und zwar sehr oft nur zur Brunstzeit; sie dienen dazu, um die geschlechtliche Erregung derselben zu dokumentieren und dadurch das mehr passive Weibchen zuerst sinnlich und dann sexuell zu erregen. Wie Jäger (1874, S. 127) zuerst näher ausgeführt hat, wirkt die Erregung des Männchens zuerst auf die Sinne (Auge, Geruch, Gehör) des Weibchens und veranlaßt dann reflektorisch dessen geschlechtliche Erregung. Nur in ganz vereinzelten Fällen (Gattung *Turnix*, *Rhynchosaea* usw. siehe Darwin [1883, S. 452 ff.]) sind die Rollen beider Geschlechter morphologisch und in der Brutpflege mehr oder weniger vertauscht.

Diese Erregungsorgane lassen sich gliedern nach der Art und Weise, wie sie auf die Sinne der Weibchen einwirken.

a) Sie wirken auf den Gesichtssinn der Weibchen:

a) durch auffallende Farben: Kontrastfarben, Hochzeitskleid vieler Vögel, Fische<sup>1</sup>, mancher Amphibien und Reptilien.

<sup>1</sup> Neuerdings behauptet Hess (Zool. Jahrb. [Allg.] 33. 1913), daß die starke Rottfärbung am Bauch des Königssee-Saiblings ♂ nicht zur Anlockung der Weibchen dienen könne, da die Tiere in 60 m Tiefe laichen, während

Bei Vögeln häufig in Verbindung mit nackten Hautstellen und Hautlappen. Bei Affen am Skrotum, den Backen und den Gesäßschwielien (letztere schwollen umgekehrt bei den ♀ zur Menstruationszeit riesig an, werden grell rot gefärbt und reizen die ♂). Farbenpracht männlicher Schmetterlinge, anderer Insekten, Spinnen.

- β) durch auffallende Formen: Hierher vielleicht die Hörner und Fortsätze vieler Lamellikornier. Bärte, Haarschöpfe, Backenwülste mancher Affen.
- γ) durch bewegliche Anhänge, die nicht selten auch intensiv gefärbt sind: Kopflappen, aufrichtbare Federn vieler Vögel. Flatterfedern der Paradiesvögel und Caprimulgiden. Verlängerte und besonders bewegliche Schwanzfedern (Pfau). Schwellapparate (Truthahn, Mütze der Blasenrobbe [*Cystophora cristata*], Gaumensegelanhang des Kamels), überhängender Nasenkolben des alten Borneo-Nasenaffen-♂ (*Semnopithecus nasalis*), bei dessen ♀ er kürzer bleibt, Flossenfäden mancher Teleostier. Rückenkamm der Wassermolche. Kehllappen der Agamiden, welcher durch Aufblasen vorgeschnellt werden kann.
- δ) durch auffallende Bewegungen oder Gestaltveränderungen des Männchens. Balzspiele und -flüge der Vögel, welche vielfach den Charakter von Kämpfen annehmen. Brunstkämpfe vieler männlicher Säuger, Vögel und Fische. Liebestänze der Spinnen, eigentümliche Bewegungen des brünstigen Flußkrebses. *Otis tarda* bläst beim Balzen den Mundhöhlensack auf und treibt den Hals halbkugelförmig vor.

- b) Sie wirken auf das Gehör der Weibchen.

Gesang der Vögel. Stimmapparate mancher Säuger (Affen, Hirsche), Frösche Cicaden, Ruderwanzen (*Corisa*), Ameisen, Heuschrecken, Spinnen usw. Schrillapparat der Krabbengattung *Matuta*.

---

rote und gelbe Farben schon in 8—10 m nicht mehr wahrgenommen werden. Hess übersieht hierbei, daß das Zusammenfinden der Geschlechter sehr wohl in der Nähe der Wasseroberfläche stattfinden kann.

c) Sie wirken auf den Geruchssinn der Weibchen.

Ziegenbock, Gemse, Moschustier, Biber. Duftschuppen der männlichen Rhopaloceren auf den Flügeln oder Beinen (umgekehrt wirken die Dufthaare vieler Nachtfalter ♀ am Abdomen oder den Beinen auf die ♂).

d) Sie wirken auf den Geschmackssinn der Weibchen.

Dieser Vorgang ist hochst selten. Ich kenne nur den einen von J. L. Hancock (Amer. Naturalist. 39, 1905, S. 6) berichteten Fall, daß bei der nordamerikanischen Grollodee *Oecanthus fasciatus* Fisch. das ♂ auf dem Rücken der Hinterbrust eine Druse besitzt, deren Sekret vom ♀ vor der Kopulation begierig aufgeleckt wird, wobei es auf den Rücken des ♂ steigt.

e) Sie wirken auf das Hautgefühl der Weibchen.

Hierher gehören viele Apparate, welche mit I b zusammenfallen, aber gleichzeitig das ♀ durch einen Hautreiz erregen. Die Daumenschwiele der ♂ Anuren wird in die Achselhöhle der ♀ gedrückt und ruft reflektöisch den Übertritt der Eier in die Tuben hervor. Der mit Stacheln besetzte Stirnanhang der ♂ Chimaera wird nach Dean in die Haut der ♀ gepreßt nahe oder an der Dorsalflosse.

III. Gruppe: Reziproke Organe, welche bei dem einen Geschlecht funktionieren, aber von dem andern in verkümmter Form durch Vererbung übernommen sind.

a) Übertragung weiblicher Organe auf ♂.

Milchdrüsen der männlichen Sauger. Marsupium beim männlichen *Thylacinus*. Flügellose weibliche Schmetterlinge haben oft verkümmerte Saugrüssel, welche zuweilen auf die Mannchen übergehen, aber ohne eine Reduktion der Flügel. Bei *Boreus hiemalis* ist die Rückbildung der Flügel von den Weibchen zum Teil auf die Mannchen übergegangen. Unter den mimetischen Schmetterlingen, bei denen fast immer die ♀ das immune Vorbild zuerst kopieren, finden sich manche Beispiele, bei denen die schützende Farbung mehr oder weniger auf die ♂ übergegangen ist. Von Hühnern sei erwähnt, daß gesperbertes Gefieder meist nur bei Hennen vorkommt, bei den Plymouth Rocks hingegen in beiden

Geschlechtern. Bechstein (1793) beobachtete die Haube und die Zerebralhernie der polnischen Hühner nur bei ♀, Blumenbach (1813) traf sie vereinzelt auch bei ♂ an, während sie jetzt bei beiden Geschlechtern gleich häufig ist.

- b) Übertragung männlicher Organe auf ♀ ist eine häufigere Erscheinung, weil das Männchen meist in der Differenzierung voranreilt und daher mehr Gelegenheit hat, Organe auf das andre Geschlecht zu übertragen: Sporen bei den ♀ der Fasanen *Crossoptilon auritum* und *Phasianus wallichii* und bei den Hennen einiger Hühnerrassen. Ferner zeigen Kampfhennen das streitsüchtige Temperament der Hähne, und bei Spaniern ist die Vergrößerung des Kammes zum Teil auch auf die Hennen übergegangen. Nasenhörner bei *Chamaeleon bitaeniatus* Fisch. ♀. Hörner bei vielen weiblichen Antilopen und Ziegen. Kleine Stirnhöcker an den ♀ der Lamellikornier, deren ♂ Gewehe tragen. Manche Orthopteren ♀ besitzen einen Stimmapparat wie die ♂, nur in geringerer Ausbildung und Größe. Nach Deegener (1902, S. 280) ist bei *Hepialus hectus* ♂ der Tarsus der Hinterbeine stark verkümmert, weil die Tibia durch zahlreiche Duftschuppen so umgewandelt ist, daß sie nur zum Anlocken des andern Geschlechts dient. Dies scheint eine funktionelle Verkümmерung der Hinterbeine der ♀ bewirkt zu haben, denn sie sind schwächer entwickelt als die Vorderbeine und werden nur selten zum Gehen benutzt, sondern meist dem ersten Abdominalsegment angepreßt. Manche *Lycaena* ♀ haben einen schwachen Anflug von dem Blau der ♂ erhalten. Bei *Lycaena meleager* scheint sich diese Übertragung gegenwärtig zu vollziehen, denn nach Weismann (1902, I, S. 255) finden sich hier zwei Sorten von Weibchen: braune, welche häufiger sind und den ursprünglichen Zustand darstellen, und seltenere blaue. — Geht der betreffende Charakter vollständig auf das andre Geschlecht über, so hört er damit auf, ein sekundäres Geschlechtsmerkmal zu sein: Geweih des Renntiers, von dem jedoch im Gouvernement Kasan nach Eversmann noch geweihlose ♀ vorkommen; manche Lycänen, deren ♀ nahezu so blau sind wie die ♂.

IV. Gruppe: Indifferente Merkmale ohne nachweisbaren Nutzen.

- a) Rudimentäre Organe, welche sich bei einem Geschlecht rückgebildet haben, während sie bei dem andern noch funktionieren: verkommerte Flügel vieler weiblicher Insekten (Frostspanner, Fig. 78), rudimentärer Darm der Rotatorien ♂.
- b) Negative Charaktere, wenn ein Organ dem einen Geschlecht zukommt, dem andern aber vollständig fehlt. Dieser Mangel kann ein primärer sein, d. h. den phyletisch älteren Zustand andeuten (Geweihlosigkeit der weiblichen Hirsche oder ein sekundärer, durch fortschreitende Rudimentation erworbeiner (Verlust der Flügel bei den ♀ vieler Insekten).
- c) Atavistische Merkmale: starkere Behaarung auf der Brust und zwischen den Glutäen beim Manne.
- d) Korrelative Charaktere, welche nachweislich durch irgend ein Organ hervorgerufen werden. Bei den *Anodonta* ♀ die stärkere Wolbung der Schalen in Anpassung an die Bruträume zwischen den Kiemen.
- e) Eine Anzahl von sekundären Sexualcharakteren entzieht sich jeder näheren Beurteilung: kleine Unterschiede zwischen den Geschlechtern in der Größe und Färbung; etwas andre Form der Flügel bei Kolibrissen, *Aeschna cyanea*, vielen Schmetterlingen; geringe Differenzen in der Zahl der Tarsalglieder mancher Käfer (*Amphicyllis*), der Fuhlerglieder der Ameisen. Die verlängerten Haare (Bart) längs der Wirbelsäule bei den Gemshöcken.

---

Die vorstehende Klassifizierung der außen sekundären Geschlechtsorgane erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Es würde sicherlich möglich sein, noch diese oder jene Kategorie einzuschalten. Auch ist es klar, daß man der Einteilung ganz andre Prinzipien zugrunde legen könnte, z. B. ob die Charaktere im geschlechtsreifen Alter persistieren oder ob sie nur jedesmal zur Brunstzeit auftreten oder ob sie gar schon in der Jugend sichtbar sind. Oder man geht bei der Ein-

teilung rein morphologisch vor, wie z. B. Aurivillius (1880, S. 4) die sekundären Sexualcharaktere der Tagfalter gliedert in: 1. Farbenverschiedenheiten, 2. Formenverschiedenheiten, 3. Neugebilde nur eines Geschlechts. Die vorstehende Übersicht verfolgt nur den Zweck, rasch erkennen zu lassen, welch ein ungeheures morphologisches Gebiet unter jener Bezeichnung zusammengefaßt wird. Die Beispiele lassen sich natürlich vielfach auch in andre Kategorien einordnen, wenn man sie anders auffaßt. Leuchtende Farben brauchen nicht immer erregend zu wirken — dies tun sie vielleicht nur, wenn das Tier entsprechende Bewegungen dazu ausführt —, sondern können einfach als Erkennungszeichen dienen. Nach Jäger schützen sie sogar die Art, indem sie die Blicke der Raubtiere von den Weibchen abziehen und auf die Männchen lenken. Die Schutzfärbung (I, e,  $\alpha$ ) kann vielfach auch als atavistisches Merkmal (IV, c) gedeutet werden, und der Rückenkamm der Molche (I, a,  $\beta$ ) dient vielleicht nicht minder zur Erregung der Weibchen als zur Erhöhung der Beweglichkeit des Männchens. Endlich werden viele Charaktere, deren Bedeutung zurzeit nicht bekannt ist, bei genauerem Studium der Lebensweise sich als nützliche erweisen und werden dann unter I, g fallen.

#### A. Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl.

Was nun die Erklärung der in Rede stehenden Bildungen anbetrifft, so ist es klar, daß sich die erste Gruppe — Charaktere, welche für den Besitzer, bzw. dessen Nachkommen nützlich sind, aber in keiner direkten Beziehung zur geschlechtlichen Erregung stehen — ungezwungen aus dem Wirken der natürlichen Zuchtwahl ergibt, sofern derartige Bildungen nicht besser als die Folgen eines gesteigerten oder verringerten Gebrauchs angesehen werden. Die dritte Gruppe (reziproke Organe) erklärt sich durch gekreuzte Vererbung. Die vierte Gruppe der indifferenten Merkmale ist so verschiedenartig, daß sie nicht durch ein Prinzip erklärt werden können. Die zweite Gruppe (Erregungsorgane der Männchen) und die Unterabteilung I, f (Schutz- und Angriffsorgane der Männchen) sind nach Darwin durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden, indem in dem Wettbewerb der Männchen um die Weibchen diejenigen mit den besten Erregungsorganen bzw. Waffen

siegt. Die Theorie erklärt also nur einen kleinen Bruchteil der sekundären Geschlechtscharaktere, und zwar nur solche der Männchen. Die geschlechtliche Zuchtwahl hängt von dem Vorteil ab, welchen gewisse Individuen desselben Geschlechts und derselben Spezies erlangen in ausschließlicher Beziehung auf die Reproduktion».

### I. Die Entstehung der männlichen Kampforgane.

Der erste Teil dieser Theorie, die Entstehung der Schutzorgane und Waffen der Männchen durch geschlechtliche Zuchtwahl, ist fast allgemein akzeptiert worden. Ich wüßte nur Wigand als Gegner derselben zu nennen, dessen Argumentation aber so hinfällig ist, daß sie keiner Erwiderung bedarf. Kampfe der Männchen untereinander sind außerordentlich weit verbreitet von den Insekten und Spinnen an aufwärts und stellen eine Form des vielgestaltigen Intraspezialkampfes dar. Aus diesem Grunde rechnet Metcalf (1904, S. 47) sie nicht mehr zur »geschlechtlichen Zuchtwahl«, sondern beschränkt diesen Begriff auf das Wählen der Weibchen, was mir nicht ratsam zu sein scheint, weil sich seit Darwin jener Begriff in seiner weiten Fassung eingebürgert hat. Diese Kampfe müssen um so heftiger sein, je mehr Weibchen sich an ein einzelnes Mannchen anschließen, und je ungünstiger hierdurch das Zahlenverhältnis der Weibchen für die schwächeren Männchen wird, also vornehmlich bei polygamen Tieren, bei denen deshalb auch die Ausbildung der Waffen (Hühner, Hirsch, Antilopen) und Schutzmittel (Mahne des Löwen) den höchsten Grad erreicht. Aber auch bei vielen nichtpolygamen Tieren, z. B. bei Eidechsen, bekämpfen sich die Männchen zur Brunstzeit auf das heftigste (s. Fr. Knauer, Kriechtiere und Lurche, in Martins Naturgeschichte, Leipzig, 1882, S. 192). Die Kampfe enden natürlich sehr häufig nicht mit dem Tode der schwächeren Männchen, sondern nur mit der Verdrangung derselben. Zweifelhaft kann nur folgendes sein. Erstens läßt sich schwer nachweisen, wie weit die natürliche Zuchtwahl die Wirkungen der geschlechtlichen unterstützt hat. Derartige Waffen können vielfach auch durch den Interspezialkampf gezüchtet worden sein, zumal bei solchen polygamen Tieren, bei denen das Mannchen die Weibchen gegen äußere Angriffe verteidigt. Darwin hat selbst auf das Ineinandergreifen beider Selekt-

tionsformen wiederholt hingewiesen. So sagt er z. B. mit Bezug auf die männlichen Greiforgane (1883, S. 202): »es ist aber in den meisten derartigen Fällen unmöglich, zwischen den Wirkungen der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl zu unterscheiden.«

Zweitens ist es häufig zweifelhaft, ob gewisse Bildungen als Waffen gedeutet werden können, oder ob sie nicht vielmehr ganz anders aufzufassen sind. Hierher gehören z. B. die Hörner und bizarre Aufsätze, welche vielfach am Kopf und Prothorax der Lamellikornier beobachtet werden und nicht selten zusammen mit enorm verlängerten Vorderbeinen auftreten. Hirschkäfer (*Lucanus cervus*) ♂ sind häufig im Kampfe beobachtet worden, und ihre Geweihen können deshalb als Waffen angesehen werden. Nach Reichenau (1881) fehlen aber solche Kämpfe bei Herkules- und Nashornkäfern und vielen andern, und da die Geschlechter sich nur mit den Geruchsorganen aufsuchen<sup>1</sup>, so ist es auch kaum möglich, sie als Erregungsorgane, die auf die Augen der Weibchen wirken, anzusehen. Dazu kommt, daß bei Mistkäfern die Zacken und Aufsätze in der Natur meist so mit Schmutz bedeckt sind, daß sie schon aus diesem Grunde keinen Eindruck auf die Weibchen machen können. Da in allen derartigen Fällen die Weibchen dieselben Aufsätze nur in sehr viel kleinerer Form besitzen, welche zum Graben von Dung und zu andern Zwecken, die meist in Beziehung zur Eiablage stehen, dienen, so hat Reichenau die Theorie aufgestellt, diese Bildungen seien zuerst bei den Weibchen in Anpassung an die Brutpflege bzw. Lebensweise entstanden, seien dann auf die Männchen übertragen worden, hätten aber hier einen hypertrophischen Charakter angenommen, weil die Kraft, welche bei den Weibchen zur Bildung der Eier und zur Fürsorge für ihre Unterbringung gebraucht wird, bei den Männchen disponibel ist und daher zum Ausbau dieser Auswüchse verwandt wird. Er schreibt:

»Wir ersehen daher aus dem Vorgeführten ganz klar, daß ein Teil der für sexuelle Charaktere gehaltenen Gebilde (kammartige Fühler und Saugplatten) sich durch Steigerung der Funktion auf Seiten des Männchens, ein anderer Teil (kahle und kleinere Fühler des Weibchens) durch Verminderung der Funktion auf Seiten des Weibchens, ein dritter

---

<sup>1</sup> Diese Behauptung bedarf noch sehr des Beweises.

(Hörner, lange Vorderbeine) durch Hypertrophie, erzeugt durch den nicht zur Auslösung durch Arbeit gelangenden vererbten funktionellen Reiz homologer weiblicher (mütterlicher) Organe erklären lassen « (1881, S. 192). Wenn daher, wie bei *Ateuchus*-Arten, die Männchen auch mit arbeiten, so ist für sie keine Lebenskraft überschüssig, und sie besitzen daher dieselben Grabbeine wie die Weibchen. — Gegen diesen Erklärungsversuch spricht namentlich der Umstand, daß nach aller Erfahrung reziproke Geschlechtscharaktere immer zur Rückbildung, aber nicht zu exzessivem Wachstum neigen, wie die Milchdrusen der männlichen Sauger, die Geweihe weiblicher Antilopen, Ziegen und Schafe, die Stoßzahne des weiblichen Elefanten und viele andre Beispiele dartun; es ist daher wohl natürlicher, auch für die Lamellikornier ein Vorangehen des männlichen Geschlechts in der Differenzierung anzunehmen, was ja nicht ausschließt, daß das Weibchen die vom Männchen übernommenen Bildungen benutzt. Da ferner das Männchen seinen Kraftüberschuß in erster Linie zu einer erhöhten Beweglichkeit benutzt und dieses Gesetz auch für die Lamellikornier gilt, so ist eigentlich kein Grund zur Hypertrophie gegeben für den Fall, daß die Männchen ihre Geweihe von den Weibchen erhalten haben. Die Reichenausche Theorie befriedigt meines Erachtens nicht, ebensowenig wie die Darwinsche. Wir stehen den Geweihen und Auswüchsen der Lamellikornier zurzeit noch ohne Verständnis gegenüber, denn auch ihre Bedeutung als Waffen ist recht fraglich, da der dicke Chitinpanzer eine eigentliche Verletzung ausschließt und ein einfaches Beiseiteschieben des Gegners schon bei etwas bedeutenderer Größe und Kraft möglich ist. Unbefriedigend erscheint mir auch die Ansicht von G. Brunelli (1904, S. 7), wonach die Käfer und überhaupt die primitiven Hexapoden durch Anpassung an grabende Lebensweise entstanden sind und die Auswüchse des Kopfes speziell hierzu dienen, denn erstens pflegen die Apterygoten nicht zu graben, zweitens sind jene Bildungen der männlichen Lamellikornier vielfach hierfür ganz ungeeignet und drittens bliebe dann immer noch die Verschiedenartigkeit bei den Geschlechtern zu erklären. — Bei dieser Sachlage scheint mir ein Gedanke von Gunther (1905, 1909) beachtenswert, daß bei den Kampfen der Männchen nicht allein die direkte Kraft entscheidet, sondern je größer und imponierender ein Tier aussieht,

tionsformen wiederholt hingewiesen. So sagt er z. B. mit Bezug auf die männlichen Greiforgane (1883, S. 202): »es ist aber in den meisten derartigen Fällen unmöglich, zwischen den Wirkungen der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl zu unterscheiden.«

Zweitens ist es häufig zweifelhaft, ob gewisse Bildungen als Waffen gedeutet werden können, oder ob sie nicht vielmehr ganz anders aufzufassen sind. Hierher gehören z. B. die Hörner und bizarre Aufsätze, welche vielfach am Kopf und Prothorax der Lamellikornier beobachtet werden und nicht selten zusammen mit enorm verlängerten Vorderbeinen auftreten. Hirschkäfer (*Lucanus cervus*) ♂ sind häufig im Kampfe beobachtet worden, und ihre Geweihen können deshalb als Waffen angesehen werden. Nach Reichenau (1881) fehlen aber solche Kämpfe bei Herkules- und Nashornkäfern und vielen andern, und da die Geschlechter sich nur mit den Geruchsorganen aufsuchen<sup>1</sup>, so ist es auch kaum möglich, sie als Erregungsorgane, die auf die Augen der Weibchen wirken, anzusehen. Dazu kommt, daß bei Mistkäfern die Zacken und Aufsätze in der Natur meist so mit Schmutz bedeckt sind, daß sie schon aus diesem Grunde keinen Eindruck auf die Weibchen machen können. Da in allen derartigen Fällen die Weibchen dieselben Aufsätze nur in sehr viel kleinerer Form besitzen, welche zum Graben von Dung und zu andern Zwecken, die meist in Beziehung zur Eiablage stehen, dienen, so hat Reichenau die Theorie aufgestellt, diese Bildungen seien zuerst bei den Weibchen in Anpassung an die Brutpflege bzw. Lebensweise entstanden, seien dann auf die Männchen übertragen worden, hätten aber hier einen hypertrophischen Charakter angenommen, weil die Kraft, welche bei den Weibchen zur Bildung der Eier und zur Fürsorge für ihre Unterbringung gebraucht wird, bei den Männchen disponibel ist und daher zum Ausbau dieser Auswüchse verwandt wird. Er schreibt:

»Wir ersehen daher aus dem Vorgeführten ganz klar, daß ein Teil der für sexuelle Charaktere gehaltenen Gebilde (kammartige Fühler und Saugplatten) sich durch Steigerung der Funktion auf Seiten des Männchens, ein anderer Teil (kahle und kleinere Fühler des Weibchens) durch Verminderung der Funktion auf Seiten des Weibchens, ein dritter

---

<sup>1</sup> Diese Behauptung bedarf noch sehr des Beweises.

voraus, daß die Weibchen nach einem bestimmten Ziel streben, nämlich nach Verbesserung der Männchen in einer bestimmten Richtung. »Also von Anfang an ist der Geschmack der Weibchen nach einem Ziel gerichtet, so daß der Weg zum Ziel, sobald er sich bietet, eingeschlagen und beibehalten wird, wodurch dem Ziel stetig und ohne Abirren näher gerückt werden und dasselbe schließlich erreicht werden muß . . . Die Grillen müssen von Anfang an, also bevor es geeignete Männchen gab, eine Eigenschaft besessen haben, die nach einem bestimmten Ziel strebte, nämlich nach möglichst lautem Stridulieren der Männchen (S. 325).« Dieser Einwand erscheint mir unberechtigt. Die Grillen streben nicht nach musizierenden Männchen, sondern die von ihnen wahrgenommenen Reize erregten, wie bei allen Organismen, entweder Gefühle der Lust oder solche der Unlust, oder sie verhielten sich indifferent. Der Grund für dieses wechselnde Verhalten gegen die Reize ist in der Konstitution der Ganglienzellen oder der nervosen Endapparate zu suchen, entzieht sich aber einer näheren Beurteilung. Trat zufällig bei einigen Männchen eine Variation auf, welche den Weibchen gefiel, so wurde diese bevorzugt, und in derselben Weise konnte auch eine Steigerung eintreten in der einmal eingeschlagenen Variationsrichtung, indem das Lustgefühl um so intensiver wurde, je starker Reize von dem betreffenden Organ ausgingen. Wie wir eben sahen, gibt Günther selbst zu, daß sich Tiere durch auffallende Anhänge, Sträuben der Haare u. dgl. imponieren lassen, und daß dadurch eine »Auslese des stärker Scheinenden« zustande kam. Dann muß aber auch eine »Auslese des angenehmer Wirkenden« möglich sein.

2. Es liegen nur sehr wenige Beobachtungen vor, welche zu beweisen scheinen, daß weibliche Tiere eine Wahl zwischen verschiedenen Männchen ausüben. Sie werden ohne Zweifel in vielen Fällen durch die Bewegungen des Männchens aufgeregt und haben wohl auch Gefallen an den Farben oder der Stimme desselben, aber sie vergleichen nicht die einzelnen Männchen, sondern ergeben sich dem stärksten oder demjenigen, welches sie am hartnäckigsten verfolgt. Selbst von der Klasse der Vögel, welche die Hauptstütze für Darwin war, muß er zugeben (1883, S. 395): »Was Vögel im Naturzustande betrifft, so ist die erste sich jedermann aufdringende und am meisten in die Augen sprin-

desto mehr schlägt es durch seinen bloßen Anblick den Gegner in die Flucht. Es findet so statt eine »Auslese des stärker Scheinenden« oder anders ausgedrückt eine »geschlechtliche Einschüchterungsauslese«, und die Geweihen der Lamellikornier, die Bärte der Affen, die Mähnen beim männlichen Löwen, Bison, Mähnenschaf und Mantelpavian, welche den Körper sehr verbreitern, und manche ähnliche Bildungen können in diesem Sinne gedeutet werden.

## II. Die Entstehung der Erregungsorgane.

Der zweite Teil der Darwinschen Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, die Entstehung der Erregungsorgane, hat zu sehr vielen Kontroversen Veranlassung gegeben. Für die Theorie spricht, daß sehr viele Männchen in der sexuellen Erregung ihre Anhangsorgane und Ornamente vor den Weibchen hin und her bewegen oder sonst irgendwie zur Schau stellen, so daß man annehmen darf, daß hierdurch die Weibchen so sehr erregt werden, daß sie die Männchen zulassen. Die Beobachtung lehrt ferner, daß die Weibchen sehr häufig dem andern Geschlecht einen passiven Widerstand entgegenbringen, ja in vielen Fällen sich sogar gegen die Kopulation sträuben, so daß man die Notwendigkeit solcher Erregungsorgane versteht. Sie dienen dazu, um die instinktive Sprödigkeit der Weibchen zu überwinden, deren Nutzen, wie Groos (1907, S. 264) richtig bemerkt, darin besteht, daß sie eine allzu häufige »sexuelle Entladung«, eine Verschwendug der Keimzellen auf zu frühen Altersstadien verhindert. Erscheinen demnach die Grundlagen der Theorie durch die Beobachtung gesichert, so sprechen zurzeit nur sehr wenige Beobachtungen für die Annahme, daß die Weibchen die Männchen untereinander vergleichen und dann allein diejenigen zulassen, welche die anziehendsten Farben, den schönsten Gesang oder die angenehmsten Gerüche besitzen. Ich will zuerst die gegen Darwin vorgebrachten Bedenken und dann die Erklärungsversuche anderer Forscher besprechen.

### A. Bedenken gegen die Entstehung der Erregungsorgane durch geschlechtliche Zuchtwahl.

1. Günther (1905) erhebt zunächst einen prinzipiellen Einwand: die geschlechtliche Zuchtwahl sei teleologisch und daher irrig. Sie setze

Weibchen sich aber dennoch nicht von instinktiven Schönheitsgefühlen leiten lassen, sondern das schönste Mannchen war zugleich das älteste und stärkste und sicherte sich hierdurch sein Vorrecht. Hutton (1899, S. 98) führt folgende Beobachtung des neuseeländischen Regierungskonservators Henry an, die im Freien gemacht wurde: ein ♂ von *Ocydromus brachypterus*, welches schwach und in schlechtem Gefieder war, wurde von einem ♀ beständig abgewiesen und fortgejagt; Henry nahm sich des verunglückten Liebhabers an und gab ihm Nahrung, und als der Vogel dann ein neues schönes Federkleid erhalten hatte, paarte er sich mit eben jenem ♀. Über das Liebesleben der Enten, namentlich der Stockente, hat Heinroth (1910) sehr schöne Beobachtungen gesammelt, von denen ich hervorhebe, daß sich im Herbst die Geschlechter gesellig zusammenfinden und unter eigentümlichen Balzbewegungen und Tönen Paare bilden. Es ist nicht unmöglich (obwohl H. nichts darüber sagt), daß dabei die Ente in der Wahl des Ehegatten vorangeht, denn sie ist »ihrem Männchen in geradezu rührender Weise treu«, während der Erpel sich dadurch nicht abhalten läßt, sich an möglichst vielen fremden Enten während des ganzen Frühjahrs zu vergreifen. Auch die Aufforderungen zur Kopula gehen fast immer von den Weibchen aus, indem sie sich lang auf das Wasser hinlegen. — Im Sinne eines aktiven Wahlens lassen sich die Beobachtungen von Selous (1906, S. 215) an Regenpfeilern, *Totanus calidris* und Austernfischern (*Haematopus ostralegus*) deuten, daß nämlich zwei ♂ in Gegenwart eines ♀ kämpfen und dieses sich dann dem einen ♂ zugesellt und mit ihm zusammen das andre ♂ in die Flucht schlägt. Die Kämpfe der *Macheles pugnax* ♂ werden nach demselben Beobachter (S. 292) lebhafter, wenn Weibchen in der Nähe sind, obwohl diese meist gleichgültig zuschauen. In zwei Fällen konnte er aber beobachten, daß ein ♀ sich einem ausgefärbten ♂ auffällig näherte, sich auf den Boden legte, als ob das ♂ es besteigen sollte, während bald darauf umgekehrt das ♂ sich niederlegt und das ♀ aufgerichtet daneben steht und mit dem Schnabel liebkosend den Halsrücken des ♂ ergreift. Selous saß wahrenddessen in einem aus Torf gebauten Versteck und konnte dank dieses Hilfsmittels diese Liebeserklärung feststellen. Wenn das bei einem soviel beobachteten Vogel möglich war, so mag Ähnliches auch noch bei andern Tieren vorkommen.

gende Vermutung die, daß das Weibchen zur gehörigen Zeit das erste Männchen; dem es zufällig begegnet; annimmt. « Das Material an Beobachtungen, welches er S. 394—401 unter der Überschrift: »Die Weibchen ziehen besondere Männchen vor« von dieser Klasse beibringt, ist äußerst dürfzig. Es betrifft einige Fälle von Bastardierungen, welche doch als Abnorinitäten nicht in Betracht kommen können: Ferner Beobachtungen von Audubon über *Agelaeus phoeniceus*, Ziegenmelker-spezies, *Cathartes aura*, *Anser canadensis*, wobei der Zusatz gemacht wird, daß sich bei demselben Forscher noch viele ähnliche Angaben finden. Ferner die Tatsache, daß Albino — also wieder eine Abnor-mität — im Naturzustande sich nicht paaren, wahrscheinlich weil sie verschmäht werden<sup>1</sup>. Es folgen einige Beobachtungen, nach denen zweifellos Vögel in der Gefangenschaft ihre Launen haben, namentlich wenn verschiedene Varietäten zur Paarung gebracht werden sollen. Aber wie belanglos dies für die Frage ist, ob Schönheit für ein Männchen ausschlaggebend ist, geht daraus hervor, daß mehrere erfahrene Züchter Darwin versichert haben (S. 396), sie glaubten nicht, daß die Weibchen gewisse Männchen wegen der Schönheit des Gesieders bevorzugten. An-gesichts dieser dürfstigen Beobachtungen muß man K. E. von Baer (1874, S. 347) recht geben, wenn er behauptet, das Wählen der Weibchen sei nicht bewiesen, und Kramer (1877, S. 74) beipflichten, wenn er sagt, diese Beispiele könnten nur dem genügen, der aus andern Gründen von der Existenz der geschlechtlichen Zuchtwahl überzeugt sei. Jägers (1869, S. 59) Notiz, daß ein Silberfasanhahn durch einen Nebenbuhler verdrängt wurde, als er seinen Federschmuck eingebüßt hatte, ist leider zu kurz, um etwas beweisen zu können: Vielleicht siegte der Neben-buhler nur durch seine Stärke, und der Rückgang an Schönheit war nebensächlich: In seinem Werk über »Habit and Instinct« der Tiere (1896, S. 221) erwähnt Lloyd Morgan, daß W. Brewster einem *Piranga rubra* ♀ nacheinander vier oder fünf ♂ wegschoß, die sich bei Vergleichung als immer weniger schön erwiesen: Vielleicht hatte das

<sup>1</sup> Vielleicht werden sie nicht verschmäht, sondern der Albinismus ver-schwindet, weil er nach den Mendelschen Vererbungsgesetzen rezessiv ist und weil solche vereinzelte Heterozygoten immer sich mit Dominanten paaren.

Weibchen sich aber dennoch nicht von instinktiven Schönheitsgefühlen leiten lassen, sondern das schönste Mannchen war zugleich das älteste und stärkste und sicherte sich hierdurch sein Vorrecht. Hutton (1899, S. 98) führt folgende Beobachtung des neuseeländischen Regierungskonservators Henry an, die im Freien gemacht wurde: ein ♂ von *Ocydromus brachypterus*, welches schwach und in schlechtem Gefieder war, wurde von einem ♀ beständig abgewiesen und fortgejagt; Henry nahm sich des verunglückten Liebhabers an und gab ihm Nahrung, und als der Vogel dann ein neues schönes Federkleid erhalten hatte, paarte er sich mit eben jenem ♀. Über das Liebesleben der Enten, namentlich der Stockente, hat Heinroth (1910) sehr schöne Beobachtungen gesammelt, von denen ich hervorhebe, daß sich im Herbst die Geschlechter gesellig zusammenfinden und unter eigentümlichen Balzbewegungen und Tönen Paare bilden. Es ist nicht unmöglich (obwohl H. nichts darüber sagt), daß dabei die Ente in der Wahl des Ehegatten vorangeht, denn sie ist «ihrem Männchen in geradezu rührender Weise treu», während der Erpel sich dadurch nicht abhalten läßt, sich an möglichst vielen fremden Enten während des ganzen Frühjahrs zu vergreifen. Auch die Aufforderungen zur Kopula gehen fast immer von den Weibchen aus, indem sie sich lang auf das Wasser hinlegen. — Im Sinne eines aktiven Wahlgangs lassen sich die Beobachtungen von Selous (1906, S. 215) an Regenpfeifern, *Totanus calidris* und Austernfischern (*Haematopus ostralegus*) deuten, daß nämlich zwei ♂ in Gegenwart eines ♀ kämpfen und dieses sich dann dem einen ♂ zugesellt und mit ihm zusammen das andre ♂ in die Flucht schlägt. Die Kämpfe der *Macheles pugnax* ♂ werden nach demselben Beobachter (S. 292) lebhafter, wenn Weibchen in der Nähe sind, obwohl diese meist gleichgültig zuschauen. In zwei Fällen konnte er aber beobachten, daß ein ♀ sich einem ausgefärbten ♂ auffällig naherte, sich auf den Boden legte, als ob das ♂ es besteigen sollte, während bald darauf umgekehrt das ♂ sich niederlegt und das ♀ aufgerichtet daneben steht und mit dem Schnabel hebkosend den Halsrücken des ♂ ergreift. Selous saß wahrenddessen in einem aus Torf gebauten Versteck und konnte dank dieses Hilfsmittels diese Liebeserklärung feststellen. Wenn das bei einem soviel beobachteten Vogel möglich war, so mag Ähnliches auch noch bei andern Tieren vorkommen.

gende Vermutung die, daß das Weibchen zur gehörigen Zeit das erste Männchen; dem es zufällig begegnet, annimmt.« Das Material an Beobachtungen, welches er S. 394—401 unter der Überschrift: »Die Weibchen ziehen besondere Männchen vor« von dieser Klasse beibringt, ist äußerst dürfstig. Es betrifft einige Fälle von Bastardierungen, welche doch als Abnormitäten nicht in Betracht kommen können: Ferner Beobachtungen von Audubon über *Agelaius phoeniceus*, Ziegenmelker-spezies, *Cathartes aura*, *Anser canadensis*, wobei der Zusatz gemacht wird, daß sich bei demselben Forscher noch viele ähnliche Angaben finden. Ferner die Tatsache, daß Albinos — also wieder eine Abnor-mität — im Naturzustande sich nicht paaren, wahrscheinlich weil sie verschmäht werden<sup>1</sup>. Es folgen einige Beobachtungen, nach denen zweifellos Vögel in der Gefangenschaft ihre Launen haben, namentlich wenn verschiedene Varietäten zur Paarung gebracht werden sollen. Aber wie belanglos dies für die Frage ist, ob Schönheit für ein Männchen ausschlaggebend ist, geht daraus hervor, daß mehrere erfahrene Züchter Darwin versichert haben (S. 396), sie glaubten nicht, daß die Weibchen gewisse Männchen wegen der Schönheit des Gefieders bevorzugten. An-gesichts dieser dürfstigen Beobachtungen muß man K. E. von Baer (1874, S. 347) recht geben, wenn er behauptet, das Wählen der Weibchen sei nicht bewiesen, und Kramer (1877, S. 74) beipflichten, wenn er sagt, diese Beispiele könnten nur dem genügen, der aus andern Gründen von der Existenz der geschlechtlichen Zuchtwahl überzeugt sei. Jägers (1869, S. 59) Notiz, daß ein Silbersasanhahn durch einen Nebenbuhler verdrängt wurde, als er seinen Federschmuck eingebüßt hatte, ist leider zu kurz, um etwas beweisen zu können: Vielleicht siegte der Neben-buhler nur durch seine Stärke, und der Rückgang an Schönheit war nebenschälich: In seinem Werk über »Habit and Instinct« der Tiere (1896, S. 221) erwähnt Lloyd Morgan, daß W. Brewster einem *Piranga rubra* ♀ nacheinander vier oder fünf ♂ wegschoß, die sich bei Vergleichung als immer weniger schön erwiesen: Vielleicht hatte das

<sup>1</sup> Vielleicht werden sie nicht verschmäht, sondern der Albinismus ver-schwindet, weil er nach den Mendelschen Vererbungsgesetzen rezessiv ist und weil solche vereinzelte Heterozygoten immer sich mit Dominanten paaren.

stützt allem Anschein nach Darwins Theorie. « Kann man den Tatsachen mehr Gewalt antun, als indem man behauptet, daß ein vollständig ruhig dasitzendes Weibchen eine Entscheidung getroffen habe! Woran soll denn das betreffende Männchen merken, daß es der ausgewählte Liebling ist?

Ferner verdanken wir Schilde (1884, S. 6, 141, 143) Beobachtungen darüber, daß ganz abgeflogene Tagsalter, die also sicher nicht mehr vor einem ästhetisch-kritischen Auge bestehen würden, in Kopula angetroffen werden. *Vanessa antiopa* begattet sich sogar im abgeschabten Kleide nach der Überwinterung. Desgleichen behauptet Seitz (1883, S. 830) auf Grund seiner auf Ceylon angestellten Beobachtungen, daß die *Diadema bolina*, deren herrliche blaue Spiegel Darwin (in Nature 1880, 21, S. 237) auf geschlechtliche Zuchtwahl zurückführt, häufig »außerordentlich defekt« sind und schon lange umhergeflogen haben, ehe sie sich um die Weibchen bemühen. Dabei sollen nach Darwin diese blauen Ringe, welche die vier weißen Flecke umgeben, nur sichtbar sein bei Betrachtung von vorn, und an Exemplaren der Berliner Sammlung habe ich mich davon überzeugen können, daß der Unterschied in der Tat sehr auffallend ist, je nachdem man von vorn oder hinten das Männchen betrachtet. In letzteren Falle verschwindet das Blau fast vollständig. Wenn also das Weibchen das Männchen beim Hochzeitsfluge von oben umgaukelt und es bald von vorn, bald von hinten betrachtet, so wird ihm dieser Gegensatz sicherlich bemerkbar werden. Seitz hingegen nimmt an, daß diese Farben kurz vor der Begattung wirken, wenn das Männchen sich hinter das Weibchen setzt, was nicht gut möglich ist, da die Weibchen doch nicht rückwärts sehen, wobei ihnen ja die eignen halb aufgerichteten Flügel die Aussicht versperren würden. Diese blauen Spiegel erregen also, wenn überhaupt, nur im Fluge das Weibchen. Seitz behauptet ferner, daß nach Skertchly (1889) *Ornithoptera brookiana* ♀ das Männchen wählt. Aber dieser Autor hat nur ein einziges Paar dieses Schmetterlings beobachtet, und ob ein Weibchen wählt oder nicht, läßt sich doch nur feststellen, wenn mindestens zwei Männchen sich um dasselbe Weibchen bemühen. Außerdem spricht sich Skertchly (S. 217) selbst gegen eine solche Deutung aus, denn er sagt: »Es sah sicherlich für mich so aus, als ob das Weib-

Nötig sind zahlreiche derartige Beobachtungen an frei lebenden Vögeln; nur diese sind beweisend, denn in der Gefangenschaft nehmen die Tiere mit allem möglichen vorlieb und entwickeln oft die sonderbarsten Neigungen. So paarten sich im Sommer 1900 im Berliner zoologischen Garten ein *Ibis melanocephala* ♂ und eine *Platalea minor* ♀ und erzeugten ein Bastard ♂, das in der Schnabelform zwischen den Eltern steht und im Sommer (1902) die Ehe mit *Platalea (Ajaja) ajaja* einging, woraus zwei neue Bastarde resultierten.

Über Insekten liegen relativ viele Beobachtungen vor, aber sie sprechen ebenfalls nicht zugunsten einer »Damenwahl«. Reichenau (1881, S. 179 ff.) erwähnt einige Fälle, wo die Weibchen verschiedener Insekten sich begatten lassen, ohne irgendwelche Wahl auszuüben. Von *Pteromalus puparum*, dessen Männchen sich durch prächtiges Goldgrün und Purpur von den Weibchen unterscheiden, sagt er: »oft bewerben sich drei und mehr Männchen um ein Weibchen und gelangen nacheinander zum Ziel«. *Liparis dispar* und *Aglia tau* lassen sich von mehreren Männchen nacheinander begatten, ohne irgend einen zurückzuweisen. Das gleiche läßt sich an Psychidenweibchen beobachten, die im Raupensack stecken. Die bei Spinnern nicht seltenen Bastarde (z. B. *Aetherea pernyi* ♀ × *Alticus cynthia* ♂) scheinen ebenfalls darauf hinzuweisen, daß es nur auf die Ausdüstung, aber nicht auf eine bestimmte Färbung ankommt. Poulton (1890, S. 291) hat beobachtet, daß sich um ein Eulenweibchen, z. B. der Graseule, *Charaeas graminis*, eine Anzahl Männchen ansammeln und dasselbe umflattern. Das Weibchen sitzt »apparently motionless« da, und ohne daß es irgend ein Zeichen gegeben hätte, paart sich ein Männchen mit ihm, worauf die sämtlichen Männchen verschwinden. Er scheint also nicht, wie Reichenau, einen wiederholten Koitus desselben Weibchens mit verschiedenen Männchen beobachtet zu haben. Obwohl nun seine Angaben gerade gegen Darwin sprechen, läßt sich Poulton doch zu dem folgenden Schlusse verleiten: »Wenn man dieses wunderbare und komplizierte Liebeswerben beobachtet, wird man zu dem Schlusse gedrängt, daß das Weibchen seine Absicht in einer uns unbekannten Weise andeutet, und daß es bei den Männchen Ehrensache ist auf ihre Entscheidung zu warten. . . . Die Tatsache ist den Entomologen wohl bekannt und unter-

zustellen, ob unansehnliche oder ihrer Schmuckfarben beraubte Männchen unter sonst gleichen Bedingungen schwerer zum Koitus gelangen als schone Exemplare. Diesen Weg haben Mayer und Soule (1906, S. 427 ff.) beschritten, indem sie von dem Schmetterling *Callosamia promethea* 600 ♂ beobachteten, von denen ungefähr die Hälfte mit roter oder grüner Tinte künstlich gefärbt waren. Diese gefärbten Tiere gelangten ebenso erfolgreich zur Kopulation wie die normalen, woraus die Verfasser schließen, daß die normale schwärzliche Färbung nicht durch sexuelle Selektion erzeugt sein kann, oder daß wenigstens jetzt die Weibchen keine besondere Vorliebe für diese Farbe zeigen. Hier, wie bei andern Schmetterlingen scheint das Männchen nur durch den Geruch des Weibchens angelockt zu werden und die Farbung des ersten ganz gleichgültig zu sein. Dagegen konnten die Beobachter bei einer andern Art (*Liparis dispar*) feststellen, daß Männchen mit abgeschnittenen Flügeln viel seltener zur Kopula gelangten als normale, offenbar, weil sie in ihrer Hilflosigkeit den passiven Widerstand der Weibchen nicht leicht überwanden. Wurden aber die Augen der Weibchen durch einen Asphaltüberzug geblendet, so kopulierten die beschnittenen Männchen ebenso leicht wie die normalen. Das Auge der Weibchen spielt also sicherlich eine Rolle bei der Zulassung der Männchen, und dieser Schluß läßt sich im Sinne Darwins verwenden: das Weibchen sieht die sexuelle Erregung des Männchens und wird davon selbst ergriffen; je intensiver das Männchen seine Erregung äußern kann, desto leichter geht sie auf die Weibchen über, und aus diesem Grunde sind die beschnittenen Männchen im Nachteil.

Zusammenfassend möchte ich von den Schmetterlingen sagen: eine Wahl der Weibchen ist bis jetzt nicht erwiesen, sondern sehr häufig wird das erste Männchen zugelassen, selbst wenn es sich in sehr defektem oder künstlich gefärbtem Zustande repräsentiert. Bei vielen Arten scheint der Geruch für die sexuelle Erregung viel wichtiger zu sein als die Farbe. Trotzdem ist die Darwinsche Auffassung auch für diese Klasse nicht völlig erschüttert, weil durch Experimente gezeigt ist, daß das Auge bei der Entstehung der Erregung der Weibchen mitwirkt.

chen, weil es geschlechtsreif war, das erste Männchen aannahm, welches ihm begegnete. « Eher könnte man schon daraus, daß manche Schmetterlingsweibchen die Männchen verfolgen, schließen, daß sie später auch die ihnen am meisten zusagenden Tiere auswählen, aber eine solche Zuchtwahl würde mit der Darwinschen Auffassung sich nicht decken. Alles in allem liegen auch für die Schmetterlinge keine Beobachtungen vor, die nur mit einiger Wahrscheinlichkeit für eine Wahl der Weibchen sprechen. Man kann gewiß bei den Tagfaltern »Werbende« und »Wählende« unterscheiden, so wie Skertchly und Seitz dies tun, d. h. solche Geschlechter, welche zuerst in geschlechtliche Erregung geraten und dies dann durch die Art ihres Fluges dokumentieren, und solche, welche nachfolgen, sekundär sich erregen lassen und so das Zustandekommen eines Koitus ermöglichen. Die Werbenden sind meist die Männchen, zuweilen aber auch die Weibchen. Es wäre aber verfehlt, hieraus zu schließen, daß es sich hier bei dem »Wählen« um eine Wahl im Sinne Darwins, d. li. um eine Begünstigung eines Tieres und Zurückweisung anderer handle. Der Ausdruck »Wählende« (Chooser) ist nicht treffend, weil er zu Mißverständnissen führen kann. — Eigentümlich ist das Verhalten von *Hepialus hectus*, deren ♂ die ♀ durch den Duft ihrer Duftschuppen an den Tibien der Hinterbeine anlocken. Nach Deegener (1902) fliegen die Männchen pendelförmig auf einer kleinen Stelle hin und her, während die Weibchen größere Strecken absuchen und sich also in dieser Hinsicht so verhalten wie die Männchen der meisten Nachtschmetterlinge. Die Intensität des Duftes scheint für das Weibchen maßgebend zu sein, so daß der Duftapparat durch sexuelle Zuchtwahl entstanden sein könnte, denn Deegener beobachtete, daß zwei zusammen in der Luft tanzende Männchen wegen ihres stärkeren Geruches eine größere Anziehungskraft auf ein Weibchen ausübten, als ein einzelnes Männchen. Andre Hepialidenspezies verhalten sich übrigens anders, indem nämlich nach Seitz die Männchen die aufsuchenden sind und in dichten Scharen auf das Weibchen zustürmen, »so daß ein regelmäßiger Kampf entsteht und sie sich in der Ausführung des Aktes hindern«.

Offenbar werden wir in dieser ganzen Frage erst dadurch weiter kommen, daß planmäßige Experimente ausgeführt werden, um fest-

schließen aus ihren Untersuchungen »that the female has been the important factor in determining both the ornamentation and its location. Natural Selection controlling the process, and in many cases allowing only a minimum of sexual difference« (1890, S. 146). Diese Beobachtungen sind sicherlich von großer Bedeutung, aber man darf nicht vergessen, daß das Sexualleben der Spinnen fast einzig im Tierreich darin ist, daß die Weibchen die Männchen vielfach grimmig verfolgen und nicht selten gleich nach der Begattung auffressen. Bei so abnormalen Verhältnissen darf man auch ungewöhnliche Werbemittel erwarten.

Die Autoren konnten beobachten, daß nicht jedes der zahlreichen ♂ kopuliert. Das Weibchen »weist eine Annäherung der ♂ nach der andern ab; es flieht und wird verfolgt; es beobachtet mit großer Aufmerksamkeit die Schaustellung vieler ♂, wobei es seinen Kopf von einer

Seite zur andern wendet in dem Maße, wie sie sich vor ihm hin und herbewegen; es wird dabei so gefesselt, daß es mit Bewegungen des eigenen Körpers antwortet« (1909, S. 357). Eine Superiorität der erwählten ♂ ließ sich freilich nicht erkennen. Nur bei *Macvia vittata* ist es anders; hier kommen zwei ♂ vor, eine blasse dem ♀ ähnliche Form, welche trotz besonderer Bewegungen nicht zugelassen wird, und eine kontrastreiche mit schwarzem Körper, weißen Beinen und dreifachem Haarschopf auf dem Kopfe. Die Unterseite des Abdomens glänzt metallisch, weshalb der Leib beim Tanzen aufgerichtet wird. Diese dunkle Varietät kopuliert mit dem ♀. Bei *Peckhamia picata* hat der Rücken des Hinterleibs metallischen Glanz und wird beim Liebesspiel senkrecht nach oben getragen (Fig. 60). *Euophrys monadnock* (Fig. 62) richtet das erste langhaarige Beinpaar schräg nach oben und hält die beiden hintersten so, daß die orangefarbenen Oberschenkel sichtbar sind. Diese



Fig. 62. *Euophrys monadnock* ♂ in der Balzstellung vor dem ♀. Nach Peckham 1909 S. 361.

Besonders lebhaft sind neuerdings G. und E. Peckham (1889, 1890, 1909) für Darwins Theorie eingetreten, auf Grund ihrer vorzüglichen Beobachtungen über die Liebestänze der Attiden. Bei diesen Spinnen führen die Männchen (Fig. 60, 61) die merkwürdigsten Bewegungen vor den Weibchen aus, sie schaukeln sich von einer Seite zur andern, heben das erste Beinpaar in die Höhe oder breiten es weit aus, strecken das Abdomen rechtwinkelig zum Cephalothorax nach oben oder suchen durch andre absonderliche Stellungen die Aufmerksamkeit des Weibchens zu fesseln, was ihnen auch ersichtlich gelingt. Sie bekommen ferner zur Brumstzeit lebhafte Farben (rot, schwarz, weiß, regenbogenfarbig), bei den verschiedenen Arten in den verschiedensten Mustern und ver-

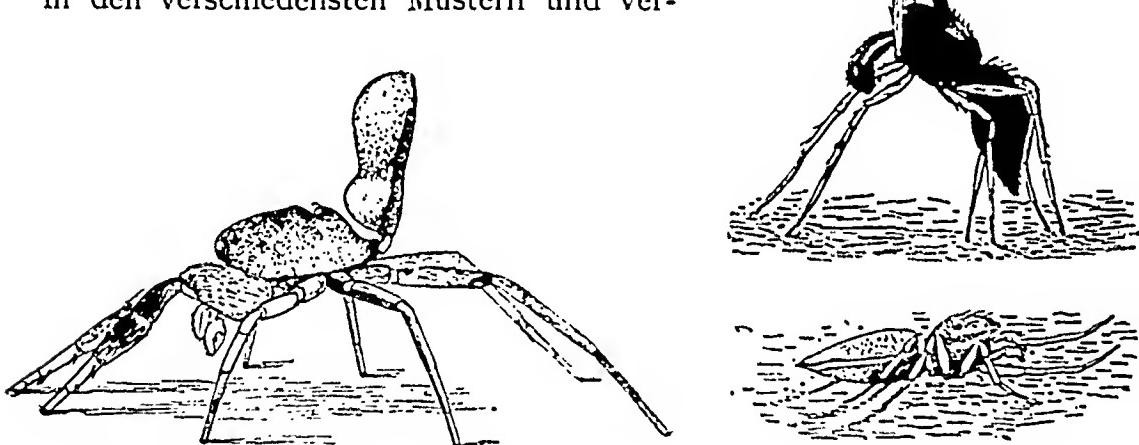


Fig. 60 und 61. Absonderliche Stellung männlicher Spinnen (Attiden) bei Annäherung an die mordsüchtigen Weibchen. Nach Peckham aus Romanes.

längerte Haarbüsche am Kopf (Fig. 61, oben) und an den Beinen. Experimente beweisen, daß die ♂ noch in 12 Zoll Entfernung die ♀ leicht erkennen, aber diese Fähigkeit verlieren, wenn die Augen mit Paraffin bedeckt werden. Während viele andre Spinnen ♂ die ♀ durch Tasten mit den Beinen finden, vermitteln bei den Attiden die Augen die Annäherung der Geschlechter. Dabei ist es unverkennbar, daß die Männchen sich stets so vor den Weibchen bewegen und solche Stellungen einnehmen, daß ihre Schmuckfarben möglichst sichtbar sind. Die Art und Weise, wie sie zur Schau getragen werden, ist nur verständlich unter der Annahme, daß sie auf das Weibchen wirken sollen. Die Autoren

schließen aus ihren Untersuchungen »that the female has been the important factor in determining both the ornamentation and its location. Natural Selection controlling the process, and in many cases allowing only a minimum of sexual difference« (1890, S. 146). Diese Beobachtungen sind sicherlich von großer Bedeutung, aber man darf nicht vergessen, daß das Sexualleben der Spinnen fast einzig im Tierreich darin ist, daß die Weibchen die Männchen vielfach grimmig verfolgen und nicht selten gleich nach der Begattung auffressen. Bei so abnormalen Verhältnissen darf man auch ungewöhnliche Werbemittel erwarten.

Die Autoren konnten beobachten, daß nicht jedes der zahlreichen ♂ kopuliert. Das Weibchen »weist eine Annäherung der ♂ nach der andern ab; es flieht und wird verfolgt; es beobachtet mit großer Aufmerksamkeit die Schaustellung vieler ♂, wobei es seinen Kopf von einer Seite zur andern wendet in dem Maße, wie sie sich vor ihm hin und her bewegen; es wird dabei so gefesselt, daß es mit Bewegungen des eigenen Körpers antwortet« (1909, S. 357). Eine Superiorität der erwählten ♂ ließ sich freilich nicht erkennen. Nur bei *Maevia vittata* ist es anders; hier kommen zwei ♂ vor, eine blasse dem ♀ ähnliche Form, welche trotz besonderer Bewegungen nicht zugelassen wird, und eine kontrastreiche mit schwarzem Körper, weißen Beinen und dreifachem Haarschopf auf dem Kopfe. Die Unterseite des Abdomens glänzt metallisch, weshalb der Leib beim Tanzen aufgerichtet wird. Diese dunkle Varietät kopuliert mit dem ♀. Bei *Peckhamia picata* hat der Rücken des Hinterteils metallischen Glanz und wird beim Liebesspiel senkrecht nach oben getragen (Fig. 60). *Euophrys monadnock* (Fig. 62) richtet das erste langhaarige Beinpaar schräg nach oben und hält die beiden hintersten so, daß die orangefarbenen Oberschenkel sichtbar sind. Diese



Fig. 62. *Euophrys monadnock* ♂ in der Balzstellung vor dem ♀. Nach Peckham 1909 S. 361.

Besonders lebhaft sind neuerdings G. und E. Peckham (1889, 1890, 1909) für Darwins Theorie eingetreten, auf Grund ihrer vorzüglichen Beobachtungen über die Liebestänze der Attiden. Bei diesen Spinnen führen die Männchen (Fig. 60, 61) die merkwürdigsten Bewegungen vor den Weibchen aus, sie schaukeln sich von einer Seite zur andern, heben das erste Beinpaar in die Höhe oder breiten es weit aus, strecken das Abdomen rechtwinkelig zum Cephalothorax nach oben oder suchen durch andre absonderliche Stellungen die Aufmerksamkeit des Weibchens zu fesseln, was ihnen auch ersichtlich gelingt. Sie bekommen ferner zur Brunstzeit lebhafte Farben (rot, schwarz, weiß, regenbogenfarbig), bei den verschiedenen Arten in den verschiedensten Mustern und ver-



Fig. 60 und 61. Absonderliche Stellung männlicher Spinnen (Attiden) bei Annäherung an die mordsüchtigen Weibchen. Nach Peckham aus Romanes.

längerte Haarbüsche am Kopf (Fig. 61, oben) und an den Beinen. Experimente beweisen, daß die ♂ noch in 12 Zoll Entfernung die ♀ leicht erkennen, aber diese Fähigkeit verlieren, wenn die Augen mit Paraffin bedeckt werden. Während viele andre Spinnen ♂ die ♀ durch Tasten mit den Beinen finden, vermitteln bei den Attiden die Augen die Annäherung der Geschlechter. Dabei ist es unverkennbar, daß die Männchen sich stets so vor den Weibchen bewegen und solche Stellungen einnehmen, daß ihre Schmuckfarben möglichst sichtbar sind. Die Art und Weise, wie sie zur Schau getragen werden, ist nur verständlich unter der Annahme, daß sie auf das Weibchen wirken sollen. Die Autoren

sein, wenn zwei oder mehrere Mannchen bewußt miteinander verglichen werden und das Weibchen dann an eines sich anschließt, oder ein indirektes, passives, indem das Weibchen bewußt oder instinkтив nur dasjenige Mannchen zuläßt, durch welches es sexuell erregt wird, andre dagegen abweist. Beobachtungen, welche für ein direktes Wählen sprechen, liegen meines Wissens außer bei *Macvia vittata* und einzelnen Vogeln nicht vor, dagegen sind sie um so zahlreicher und bekannter bezüglich des indirekten Wählens. Jeder Züchter von Schmetterlingen, Fischen, Vögeln oder Saugern weiß, daß manche Paare nicht zur Kopula zu bringen sind, während andre derselben Art sofort sich vermehren. Beobachtungen in der freien Natur lehren ebenfalls, daß nicht jedes werbende ♂ angenommen wird (vgl. Selous, 1906, S. 213 für *Totanus calidris*).

Darwin ging bei seiner Theorie von dieser passiven Wahl aus, wie folgende Stelle beweist. »Nach verschiedenen später mitzuteilenden Tatsachen zu urteilen und nach den Wirkungen, welche getrost der geschlechtlichen Zuchtwahl zugeschrieben werden können, übt das Weibchen, wenn auch vergleichsweise passiv, allgemein eine gewisse Wahl aus und nimmt ein Männchen im Vorzug vor andern an. Oder wie die Erscheinungen uns zuweilen glauben machen, es nimmt nicht dasjenige Mannchen, welches ihm das anziehendste war, sondern dasjenige, welches ihm am wenigsten zuwider war. Das Ausuben einer gewissen Wahl von seiten des Weibchens scheint ein fast so allgemeines Gesetz zu sein wie die Begierde des Mannchens« (1883, S. 213). Vielen Kritikern ist der Unterschied zwischen der direkten und der indirekten Wahl nicht bewußt geworden und sie verwerfen die sexuelle Selektion, weil sie sich dieselbe zu anthropomorph vorstellen. Sie glauben, Darwin habe gemeint: so wie bei den Menschen der Mann sein Weib wählt unter den Töchtern des Landes, so umgekehrt unter den Tieren das Weib den Mann, womöglich nach ästhetischen Erwägungen. Auf den letzteren Punkt gehe ich sogleich ein. Hier sei nur hervorgehoben: das, was Darwin unter sexueller Selektion versteht, nämlich die Züchtung der Erregungsorgane der Männer durch eine passive Wahl der Weibchen harmoniert mit sehr vielen Beobachtungen. Immer wieder zeigt sich in den verschiedensten Abteilungen des Tierreichs, daß die zur Brunst-

schönen Beobachtungen lassen keinen Zweifel darüber, daß die Werbemittel der Attiden aus eigentümlichen Bewegungen und der Schaustellung von Ornamenten beruhen. Montgomery (1910), einer der besten Spinnenkenner, hat die Annäherung der Geschlechter bei den verschiedensten Familien untersucht und kommt zu dem Schlusse, daß die eigentümlichen Bewegungen der ♂ nicht nur sexuelle Erregung, sondern auch Furcht ausdrücken, daß jedoch kein Grund zur Annahme vorliegt, daß das ♀ sich von einem »ästhetischen Gefühl« leiten läßt. Dadurch wird aber nicht das sehr wichtige Ergebnis umgestoßen, daß bei Attiden die ♀ die Werbmittel der ♂ beachten.

Es sei ferner hervorgehoben, daß Douglass (1895, S. 399) die Männchen von *Lacerta muralis* im Hochzeitskleid beobachtet hat, um zu konstatieren, ob die sehr variablen Schmuckfarben die Weibchen verschieden beeinflußten; er fand, daß sich alle Tiere durcheinander kreuzten, ohne Bevorzugung einer Farbe oder eines Musters. Ebenso fand Düringen (Deutschlands Amphibien und Reptilien, 1897, S. 89), daß Eidechsen ♂ mit verstümmelten Schwänzen sich »in ihrem Liebeswerben nicht beirren lassen«. Bei Säugetieren scheint die Sache immer so zu liegen, daß, wenn Kämpfe stattfinden, das oder die Weibchen einfach dem stärksten Männchen zufallen und daher auch hier von einem aktiven Wählen der Weibchen nicht die Rede sein kann. Vielleicht verhalten sich die Seelöwen anders, denn Barrett-Hamilton, welcher die Biologie der *Otaria ursina* auf das gründlichste untersuchte, berichtet (Natural Science 15, 1899, p. 24), daß sich auf den rookeries immer einige Bullen befänden, welche keinen Harem zu begründen vermögen, obwohl die glücklicheren Männchen zum Teil so viele Kühe haben, daß sie nicht imstande sind sie zu überwachen und manche derselben daher von einem Bullen zu einem andern übergehen. Jene chronischen Junggesellen scheinen daher von den Weibchen nicht als vollwertig angesehen zu werden. Fraglich bleibt aber, ob die Weibchen sich hierbei von ästhetischen Gefühlen leiten lassen, oder ob nicht lediglich die physische Kraft der Männchen entscheidet.

Der Kernpunkt der Theorie der sexuellen Zuchtwahl ist die Frage, ob das Weibchen eine gewisse Wahl ausübt, oder ob es sich blindlings jedem Männchen hingibt. Das Wählen kann ein direktes, aktives

S. 260) überein, welcher betont, daß die Weibchen nicht eine reflektierende bewußte Wahl treffen, daß sie aber trotzdem objektiv dasjenige Männchen zulassen, welches sie am starksten erregt.

4. Wenn auch die Weibchen mancher Tiere, namentlich der Vögel, für die Farbenpracht und die Stimme der Männchen nicht unempfindlich sind, so geht doch dieses ästhetische Gefühl nicht so weit, um kleine Differenzen in den Farbenmustern bzw. im Gesang zu unterscheiden. Eine allmähliche Zuchtung komplizierter Färbungen war deshalb durch Auslese geringfügiger Unterschiede nicht möglich. Dieser von Wallace (1889, S. 285) erhobene Einwand hat sicherlich eine gewisse Berechtigung. Darwin scheint geahnt zu haben, daß man ihm denselben machen würde, denn er schreibt (1883, S. 401): »Man darf dabei nicht vermuten, daß das Weibchen jeden Streifen oder jeden farbigen Fleck studiert, daß z. B. die Pfauhenne jedes Detail in dem prachtvollen Behange des Pfauhahns bewundert: es wird wahrscheinlich nur durch die allgemeine Wirkung frappiert.« Ebenso hebt er in der Supplementalnote am Schlusse des *Descent of Man* hervor: »Kein Vertreter der geschlechtlichen Zuchtwahl glaubt, daß die Weibchen besondere Einzelheiten der Schönheit der Männchen auswählen; sie werden nur in einem höheren Grade von dem einen Männchen erregt und angezogen als von dem andern.« Trotzdem aber erklärt er die prachtvollen Augen der Pfauenfedern und die Kugel- und Sockelflecke des Argusfasans durch eine kontinuierliche Auslese kleiner Verbesserungen. Hierin liegt nur scheinbar ein Widerspruch, denn gerade bei der Farbung und Zeichnung der Tiere zeigt es sich sehr oft, daß schon unbedeutende Variationen einen sehr erheblichen Effekt hervorrufen können; wenigstens auf unser menschliches Auge und daher vermutlich auch auf das der Tiere, welches dem unsrigen so häufig an Schärfe überlegen ist. Eine minimale, nur mit dem Mikroskop nachweisbare Änderung in den Chitinlamellen der Schuppen ruft beim männlichen Schillerfalter (*Apatura iris*) den metallischen Glanz hervor, welcher dem Weibchen fehlt. Dasselbe gilt für alle »optischen Farben«, welche so oft (Pfau, Fasan) in erster Linie den Farbenunterschied der Geschlechter bedingen. Ein kleiner Fleck an der Spitze einer Feder kann sofort sehr auffallend werden, wenn er gleichzeitig bei zahlreichen Federn derselben

zeit auftretenden Farben, Töne, Gerüche und Bewegungen der ♂ nicht nur deren sexuelle Erregung ausdrücken, sondern auch die Leidenschaften der ♀ aufstacheln. So ergibt sich der Schluß, daß die Kopula um so leichter stattfinden wird, je stärker die Erregungsmittel wirken.

Die Werbeorgane sind vielfach so kompliziert, daß sie nicht plötzlich entstanden sein können, sondern sich allmählich entwickelt haben müssen, und da die natürliche Zuchtwahl hierzu nicht ausreicht, so muß in der Natur noch ein andres Prinzip vorhanden sein, welches die Steigerung bedingte. So sprechen die Erregungsorgane indirekt für das Vorhandensein einer geschlechtlichen Auslese. Weismann (1902, I, S. 235) drückt diesen Gedanken mit den Worten aus: »Es scheint mir geboten, den Prozeß der sexuellen Selektion als wirklich wirksam anzunehmen, und anstatt ihm in Zweifel zu ziehen, weil man das Wählen der Weibchen nur selten direkt feststellen kann, vielmehr umgekehrt aus den zahlreichen sekundären Sexualcharakteren der Männchen, welche nur Liebeswerbung bedeuten können, zu schließen, daß die Weibchen solcher Arten für derartige Auszeichnungen empfänglich sind und wirklich imstande zu wählen.«

3. Möbius (1906) erhebt den meines Erachtens unberechtigten Einwand, Tiere vermöchten nicht Schönheit wahrzunehmen, »weil sie nicht imstande sind, das Gesetzmäßige in den auf sie einwirkenden Naturerscheinungen zu erkennen«. Der Begriff der Schönheitsempfindung wird also von ihm willkürlich so eingeengt, daß er nur noch auf die geistige Analyse des Ästhetikers paßt. Die überwiegende Mehrzahl der Menschen empfindet die Farbenpracht des Sonnenuntergangs, das frische Grün des Frühlings, die einfache Tonfolge eines Volkslieds und tausend andre Sinneseindrücke als schön, ohne sich hierbei irgendwelcher Gesetzmäßigkeit bewußt zu werden. Wir bezeichnen alle Sinneseindrücke, welche uns besonders gefallen, eine hochgradige Lustempfindung hervorrufen, als schön. Dieses Schönheitsgefühl ist dem Menschen und vielen Tieren angeboren und ist nicht begründet in dem Nachweis von Gesetzmäßigkeiten. In denselben Fehler verfällt Schneider (1906, S. 62), wenn er die geschlechtliche Zuchtwahl bekämpft, weil sie bei den Weibchen eine »hohe geistige Veranlagung, direkt eine ästhetische Begabung« voraussetze. Ich stimme in dieser Frage mit Groos (1907,

warum ändert sich das Schönheitsgefühl langsam nach mehreren beständig divergiernden Richtungen, und fügt hinzu (Nr. 2, S. 29), Darwin entscheide nicht, ob zuerst der Geschmack sich geändert habe und dann die Sexualcharaktere oder umgekehrt. Offenbar treten zuerst die morphologischen Variationen auf aus unbekannten Ursachen, und erst über ihre Erhaltung entschied später die Selektion.

7. Stolzmann findet es schwer verständlich, daß, wenn nahe Verwandte in den Schmuckfarben mehr oder weniger erheblich differieren, diese Unterschiede auf einer Abänderung des Geschmacks der Weibchen beruhen sollen. Der Kolibri *Schistes personatus* lebt z. B. in Ecuador auf der Westseite der Kordilleren auf einem kleinen Gebiete von vier Breitengraden. Er unterscheidet sich von dem nahe verwandten *Schistes geoffroyi* besonders dadurch, daß das Mannchen einen glänzenden Stirnfleck besitzt, welcher also nach Darwin durch das Schönheitsgefühl der Weibchen zum Artmerkmal geworden ist. *Schistes geoffroyi* lebt auf der Ostseite der Kordilleren von Kolumbien bis Zentralperu auf einem Gebiet von über 20 Breitengraden, welches durch das Marañontal in zwei vollständig getrennte Bezirke zerfällt. Wenn Isolation allein genugte, um den Geschmack der Weibchen zu ändern, so sollte man demnach zwei Sorten Mannchen bei dieser Art erwarten. Dies ist aber nicht der Fall. Warum ist nun der Geschmack der Weibchen über 20 Breitengrade konstant geblieben, während er sich auf der andern Seite der Anden auf einem viel kleineren Terrain anderte? Stolzmann erwähnt noch mehrere solche Fälle. Ich füge noch folgendes Beispiel hinzu. Der chilenische Kolibri *Eustephanus galeritus*, der in beiden Geschlechtern grün ist, ist vom Kontinente nach der Inselgruppe Juan Fernandez verschlagen worden. Auf Masatierra hat er sich zu *Eust. fernandensis*, auf Masafuera zu *Eust. leyboldi* entwickelt. Diese beiden Arten stimmen im weiblichen Geschlecht mit der Kontinentalform ziemlich überein, sind also in der Hauptfarbe grün, während die Mannchen rot geworden sind, aber in verschiedener Weise. Der *Eust. galeritus* findet sich auch auf Masatierra, aber in genau der gleichen Farbung wie auf dem Festlande. Man muß also annehmen, daß diese Art zu zwei Malen nach Masatierra verschlagen wurde, einmal vor sehr langer Zeit — diese Invasion verwandelte sich in *Eust. fernandensis*, und ein zweites Mal vor

Körperregion auftritt. Schuppen, Federn, Haare und andre Pigmentträger sind in der Regel multiple Organe, und dadurch können kleine Variationen einen bedeutenden Effekt erzielen. Ebenso sind kleine Nuancen im Grundton einer komplizierten Färbung meist sehr auffällig. Also gerade auf diesem Gebiete bewährt sich sehr oft der Satz, daß kleine Ursachen große Wirkungen haben können. In andern Fällen mag diskontinuierliche, mehr sprungartige Variabilität erhebliche Gegensätze in der Färbung hervorgerufen haben, welche von der sexuellen Zuchtwahl benutzt wurden, denn diskontinuierliche Variationen in der Färbung sind vielfach beobachtet worden. Wallaces Einwand geht von der irrgen Voraussetzung aus, daß es nötig sei, die Unterschiede in den Details zweier Färbungen zu erfassen, um zur Erkenntnis der Unterschiede der Gesamtwirkung zu gelangen, während unser Auge im Gegen teil die Gegensätze der letzteren häufig sofort wahrnimmt, ohne sich der ersten bewußt zu werden.

5. Wallace (1889, S. 285) äußert ferner das Bedenken, es sei unwahrscheinlich, daß alle Weibchen einer Art denselben Geschmack haben; die einen würden dieses Farbenmuster, die andern jene Nuance vorziehen, denn *de gustibus non est disputandum*. Claparède (1870) geht so weit, daß er sagt, eine Theorie dürfe sich überhaupt nicht auf etwas so Veränderlichem, wie der Geschmack es ist, stützen. Ähnlich äußern sich Günther (1904, S. 74; 1909, S. 46) und Morgan (1903, S. 216), während Lameere (1904, S. 1332) auf die künstliche Zuchtwahl des Menschen mit ihren sehr verschiedenen Geschmacksprodukten hinweist. Hiergegen wäre zu sagen, daß es nicht richtig ist, die menschliche Variabilität des Schönheitsbegriffs auf die Tiere zu übertragen. Dies geht schon daraus hervor, daß der Geschmack s. str. bei vielen Tieren stets gleich bleibt, und sie nur gezwungen zu einer neuen Nahrung übergehen. Alle Individuen empfinden ziemlich gleich und werden sich daher auch neu auftretenden Variationen gegenüber in der Mehrzahl gleich verhalten. Sollte aber wirklich einmal der Geschmack nach zwei oder mehreren Richtungen auseinander gehen, so würde dies zu einer Spaltung in Unterarten führen.

6. Gulick (1890, Nr. 1, S. 331) fragt, »what are the causes of the transformation of the instincts in lines that are persistently divergent«,

warum ändert sich das Schönheitsgefühl langsam nach mehreren beständig divergierenden Richtungen, und fügt hinzu (Nr. 2, S. 29), Darwin entscheide nicht, ob zuerst der Geschmack sich geändert habe und dann die Sexualcharaktere oder umgekehrt. Offenbar treten zuerst die morphologischen Variationen auf aus unbekannten Ursachen, und erst über ihre Erhaltung entschied später die Selektion.

7. Stolzmann findet es schwer verständlich, daß, wenn nahe Verwandte in den Schmuckfarben mehr oder weniger erheblich differieren, diese Unterschiede auf einer Abänderung des Geschmacks der Weibchen beruhen sollen. Der Kolibri *Schistes personatus* lebt z. B. in Ecuador auf der Westseite der Kordilleren auf einem kleinen Gebiete von vier Breitengraden. Er unterscheidet sich von dem nahe verwandten *Schistes geoffroyi* besondeis dadurch, daß das Männchen einen glanzenden Stirnfleck besitzt, welcher also nach Darwin durch das Schönheitsgefühl der Weibchen zum Artmerkmal geworden ist. *Schistes geoffroyi* lebt auf der Ostseite der Kordilleren von Kolumbien bis Zentralperu auf einem Gebiet von über 20 Breitengraden, welches durch das Marañontal in zwei vollständig getrennte Bezirke zerfällt. Wenn Isolation allein genügte, um den Geschmack der Weibchen zu ändern, so sollte man demnach zwei Sorten Männchen bei dieser Art erwarten. Dies ist aber nicht der Fall. Warum ist nun der Geschmack der Weibchen über 20 Breitengrade konstant geblieben, während er sich auf der andern Seite der Anden auf einem viel kleineren Terrain änderte? Stolzmann erwähnt noch mehrere solche Fälle. Ich füge noch folgendes Beispiel hinzu. Der chilenische Kolibri *Eustephanus galeritus*, der in beiden Geschlechtern grün ist, ist vom Kontinente nach der Inselgruppe Juan Fernandez verschlagen worden. Auf Masatierra hat er sich zu *Eust. fernandensis*, auf Masafuera zu *Eust. leyboldi* entwickelt. Diese beiden Arten stimmen im weiblichen Geschlecht mit der Kontinentalform ziemlich überein, sind also in der Hauptfarbe grün, während die Männchen rot geworden sind, aber in verschiedener Weise. Der *Eust. galeritus* findet sich auch auf Masatierra, aber in genau der gleichen Farbung wie auf den Festlande. Man muß also annehmen, daß diese Art zu zwei Malen nach Masatierra verschlagen wurde, einmal vor sehr langer Zeit — diese Invasion verwandelte sich in *Eust. fernandensis*, und ein zweites Mal vor

Körperregion auftritt. Schuppen, Federn, Haare und andre Pigmentträger sind in der Regel multiple Organe, und dadurch können kleine Variationen einen bedeutenden Effekt erzielen. Ebenso sind kleine Nuancen im Grundton einer komplizierten Färbung meist sehr auffällig. Also gerade auf diesem Gebiete bewährt sich sehr oft der Satz, daß kleine Ursachen große Wirkungen haben können. In andern Fällen mag diskontinuierliche, mehr sprungartige Variabilität erhebliche Gegensätze in der Färbung hervorgerufen haben, welche von der sexuellen Zuchtwahl benutzt wurden, denn diskontinuierliche Variationen in der Färbung sind vielfach beobachtet worden. Wallaces Einwand geht von der irrgigen Voraussetzung aus, daß es nötig sei, die Unterschiede in den Details zweier Färbungen zu erfassen, um zur Erkenntnis der Unterschiede der Gesamtwirkung zu gelangen, während unser Auge im Gegen teil die Gegensätze der letzteren häufig sofort wahrnimmt, ohne sich der ersten bewußt zu werden.

5. Wallace (1889, S. 285) äußert ferner das Bedenken, es sei unwahrscheinlich, daß alle Weibchen einer Art denselben Geschmack haben; die einen würden dieses Farbenmuster, die andern jene Nuance vorziehen, denn *de gustibus non est disputandum*. Claparède (1870) geht so weit, daß er sagt, eine Theorie dürfe sich überhaupt nicht auf etwas so Veränderlichem, wie der Geschmack es ist, stützen. Ähnlich äußern sich Günther (1904, S. 74; 1909, S. 46) und Morgan (1903, S. 216), während Lameere (1904, S. 1332) auf die künstliche Zuchtwahl des Menschen mit ihren sehr verschiedenen Geschmacksprodukten hinweist. Hiergegen wäre zu sagen, daß es nicht richtig ist, die menschliche Variabilität des Schönheitsbegriffs auf die Tiere zu übertragen. Dies geht schon daraus hervor, daß der Geschmack s. str. bei vielen Tieren stets gleich bleibt, und sie nur gezwungen zu einer neuen Nahrung übergehen. Alle Individuen empfinden ziemlich gleich und werden sich daher auch neu auftretenden Variationen gegenüber in der Mehrzahl gleich verhalten. Sollte aber wirklich einmal der Geschmack nach zwei oder mehreren Richtungen auseinander gehen, so würde dies zu einer Spaltung in Unterarten führen.

6. Gulick (1890, Nr. 1, S. 331) fragt, »what are the causes of the transformation of the instincts in lines that are persistently divergent», .

In zoologischen Gärten sieht man die *Macheles pugnax* ♂ wie verrückt um Steine, Holz, andre Vögel herumtanzen oder miteinander kampfen, auch wenn kein einziges Weibchen sich in der Voliere befindet. Desgleichen balzt und schleift der isolierte Auerhahn, wie man sehr schön im Frühjahr 1899 im Berliner Zoologischen Garten sehen konnte. Der Gesang der Stubenvogel beweist dasselbe, und bekannt ist auch, daß isolierte Hengste und Hunde onanieren. In Ermangelung eines Weibchens vollziehen zuweilen zwei ♂ den Geschlechtsakt (Maikafer, Schmetterlinge, Hunde, Enten, Tauben). Die Weibchen hingegen sind im allgemeinen viel passiver. Selbst im begattungsfähigen Zustande bedürfen sie bei den höheren Tieren oft einer besonderen Anregung, ehe sie das Männchen zulassen, wovon man sich leicht an brunstigen Hündinnen überzeugen kann, die manchen Hund abweisen. Das »Wählen« der Weibchen ist daher vielfach ein negativer Vorgang, indem manche Männchen zurückgewiesen und nur einzelne zugelassen werden. Die Erregung der Männchen nimmt vielfach einen solchen Grad an, daß sie miteinander spielen, sich umherjagen und verfolgen und schließlich auf der höchsten Stufe miteinander kämpfen. So erklärt es sich, daß, wie Geddes-Thomson (1889, S. 28) betonen, auch sehr schon gefärbte Männchen (Kolibris) sich heftig befehden, anstatt sich bloß auf ihre Schönheit zu verlassen. Fr. Braun (1899, S. 298) sieht im Gesang der Vogel in erster Linie einen »Brunstuf«. Die Männchen fordern sich auf diese Weise zum Kampf heraus, namentlich die einsam lebenden (man denke an den Kuckuck), während die geselligen andre Mittel zur Herausforderung besitzen. Daß gute Sänger (Nachtigall) häufig unscheinbar gefärbt sind, möchte ich als eine Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auffassen. Tiere, die in so auffälliger Weise ihre Verfolger heranziehen, müssen ein Mittel haben, um sich bei Gefahr plötzlich verbergen zu können. Sie bedürfen daher mindestens einer Schutzfärbung des Rückens (Drosseln), um sich zum Erdboden fallen lassen zu können und dann von oben schwer sichtbar zu sein.

9. Cunningham (1900, S. 31) macht folgende Einwände, die leicht zurückzuweisen sind: erstens die sekundären Sexualcharaktere treten im allgemeinen erst zur Zeit der Geschlechtsreife auf, während man erwarten sollte, daß eine von den Weibchen ausgeübte Selektion diese

relativ kurzer Zeit —, diese Einwanderung zeigt noch keine Zeichen einer Transmutation. Soll man nun in derartigen Fällen immer einen Wechsel in dem Schönheitsideal des Weibchens annehmen? Dies wäre doch wohl zu anthropomorph gedacht und würde auch nicht verständlich machen, daß auf derselben Insel bei derselben Art sich einmal ein solcher Umschwung vollzogen hat und ein zweites Mal nicht. Es liegt doch näher, hierin einfach die Einwirkung äußerer Faktoren zu sehen, welche in erster Linie die Männchen beeinflussen, weil diese im allgemeinen überhaupt variabler sind und in der phyletischen Entwicklung vorangehen. Das Klima auf Juan Fernandez ist milder und wärmer als auf dem Festlande und rief leuchtendere Farben hervor nach dem allgemeinen Gesetz, daß die Farbenintensität mit dem Jahresmittel zunimmt. Es ist nicht richtig, für jede Farbennuance die geschlechtliche Zuchtwahl verantwortlich zu machen. Man kann sie höchstens für solche Farben in Anspruch nehmen, die in offenbarem Zusammenhange mit dem Geschlechtsleben stehen.

8. Wigand (1874, S. 155) erhebt folgendes Bedenken: wenn die Männchen fast immer aktiver sind als die Weibchen und diese aufsuchen, so sollte man auch erwarten, daß sie die wählenden sind. Die schöneren Farben, stärkeren Gerüche usw. sollten sich daher bei den Weibchen finden, was ja in vereinzelten Fällen auch beobachtet wird; so berichtet Dybowski<sup>1</sup>, daß die Gammariden des Baikalsees zur Brunstzeit eine lebhaftere Färbung annehmen, und zwar vornehmlich die Weibchen. Wigand vergißt, daß die Ornamente, Schwellapparate, beweglichen Anhängen, Parfümdrüsen und dergleichen in erster Linie die Aufgabe haben, die geschlechtliche Erregung des Männchens auszudrücken, um dann sekundär das Weibchen aufzuregen und für den Koitus geneigt zu machen. Deshalb müssen diese Erregungsorgane sich beim Männchen vorfinden, was nicht ausschließt, daß auch diese eine gewisse Wahl ausüben, d. h. auf einzelne schwächliche Weibchen nicht losgehen. Die Männchen zeigen ihre Erregung keineswegs nur vor den Weibchen, sondern der Zustand der Hoden ruft reflektorisch sie hervor.

<sup>1</sup> Dybowski, W., Beiträge zur näheren Kenntnis der in dem Baikalsee vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden. Beiheft zum V. 10 der Hora Soc. entomolog. Rossicae 1874.

in geschlechtliche Aufregung; sie werden dadurch zu »Werbe-mitteln«.

3. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß, wenn erhebliche Variationen der Erregungsorgane oder in den Stellungen und Bewegungen der erregten Männchen auftreten, die Weibchen diejenigen Männchen am ehesten zulassen, welche sie am meisten aufregen.
4. Eine Züchtung von Ornamenten auf Grund bewußter ästhetischer Auswahl kleiner individueller Differenzen ist ausgeschlossen, da man den Weibchen nicht zumuten kann, daß sie vor oder während der geschlechtlichen Erregung kleine Unterschiede beachten. In Betracht kommen für die geschlechtliche Zuchtwahl also nicht kleine Abweichungen in den Farbenmustern oder in der Art des Geruchs oder Gesangs, welche nur durch Überlegung wahrgenommen werden können, sondern ausschließlich Abänderungen des Gesamteffekts, welche instinktiv zum Bewußtsein kommen. Eine solche Änderung der Gesamtwirkung kann häufig schon durch kleine Variationen veranlaßt werden: feinste, nur mit dem Mikroskop wahrnehmbare Linien können Schillerfarben hervorrufen; durch eine weiße Federspitze von nur 2 mm Länge kann ein leuchtender Fleck gebildet werden, indem die Federn sich gegenseitig verdecken und nur die Spitze frei lassen.
5. Manche Ornamente werden in so auffälliger Weise vor dem Weibchen zur Schau getragen, und ihre Lage am Körper steht in so offensichtlicher Beziehung hierzu, daß sie nicht allein durch den Chemismus des Stoffwechsels entstanden sein können. Solche biologische Farben lassen sich durch geschlechtliche Zuchtwahl erklären.
6. Man muß sich huten, jeden Farbenunterschied, durch den sich das Männchen nach menschlichen Begriffen vorteilhaft vor dem Weibchen auszeichnet, als die Folge der geschlechtlichen Zuchtwahl hinzustellen. Das Gebiet der konstitutionellen Farben ist ein sehr weites. Erst wenn eine sinnfällige Beziehung zwischen Farbung und Lebensweise nachgewiesen ist, dürfen die Prinzipien der natürlichen und der geschlechtlichen Zuchtwahl herangezogen werden.

Charaktere immer weiter gegen die Jugendperiode verlegen würde, weil sie bei frühzeitiger Entwicklung zur Brunstzeit um so stärker ausgebildet sein müßten. Hierauf ist zu sagen, daß ein Auftreten der Werbemittel vor der Brunstzeit zwecklos wäre, denn sie vermögen nicht zu wirken ohne die geschlechtliche Erregung des Männchens, und diese hängt ab von der Reife der Hoden. Zweitens soll die sexuelle Selektion nicht erklären, warum die sekundären Charaktere der Männchen nicht auf die Weibchen vererbt werden, was übrigens zuweilen geschieht (s. S. 282). Es ist klar, daß die Darwinsche Theorie auf den Vererbungsmechanismus überhaupt kein Licht wirft, ebensowenig wie auf den Ursprung der Variationen. Deshalb braucht sie aber nicht unrichtig zu sein (vgl. S. 3).

10. Endlich hat Morgan (1903, S. 213—220) sich sehr entschieden gegen die Theorie der sexuellen Zuchtwahl ausgesprochen, ohne aber uns etwas Besseres zu bieten; denn wenn er behauptet, die sekundären Geschlechtscharaktere seien durch Mutation entstanden, so ist damit nur gesagt, daß sie da sind. Kein Deszendenztheoretiker kann annehmen, daß der Schwanz des Pfaues, so wie er jetzt ist, plötzlich auftrat. Er muß allmählich geworden sein, und als Ursache der organischen Steigerung kennt die Mutationstheorie nur das Prinzip der Auslese im Kampf ums Dasein, welches aber hier versagt. Ich verweise im übrigen auf meine Kritik des Morganschen Buches (Plate 1906), speziell auf S. 195, 196.

---

Als Ergebnis unserer Untersuchungen über den zweiten, die Erregungsorgane betreffenden Teil der geschlechtlichen Zuchtwahl möchte ich folgende Sätze aufstellen:

1. Daß weibliche Tiere die Männchen vergleichen und dann das eine oder das andre aktiv auswählen, wird durch die zurzeit vorliegenden Beobachtungen nur sehr selten wahrscheinlich gemacht. Das Wählen der Weibchen ist eher ein passiver negativer Vorgang, indem gewisse Männchen zurückgewiesen werden durch die Sprödigkeit der Weibchen.
2. Die Erregungsorgane der Männchen ziehen in sehr vielen Fällen die Aufmerksamkeit der Weibchen auf sich und versetzen letztere

tiven Einfluß ausüben wie die Hoden, daß aber auch andre Verhältnisse eine abnorme Geweihbildung bewirken können, nämlich eigentümlicher Bau der Stirnzapfen oder Abwesenheit derselben, Erkrankungen und Verletzungen der Weichteile oder des Skeletts.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, das Kapitel der sexuellen Korrelation ausführlich zu behandeln, sondern ich werde nur die wichtigsten Tatsachen in verschiedene Gruppen zusammenfassen und zeigen, daß diese Wechselbeziehungen keineswegs allgemeingültige und unabänderliche sind. Das beste Mittel, um sie näher zu ergründen, ist die Kastration, die Entfernung der Keimdrüsen; fallen nach dieser Operation regelmäßig gewisse Sexualcharaktere aus, so ist bewiesen, daß diese zu ihrer Entstehung den formativen Reiz der Hoden bzw. der Eierstöcke nötig haben; treten sie trotz derselben auf, so fehlt diese korrelative Abhangigkeit. Die

#### Wirkungen der Kastration

lassen sich in folgende Gruppen einteilen<sup>1</sup>.

a) Ausfall eines sekundären Sexualcharakters, und zwar unabhängig vom Lebensalter des kastrierten Tieres. Dieser Fall liegt vor bei den periodischen Brunstorganen, welche jedes Jahr neu gebildet werden: Geweih der Hirsche, Daumenschwiele der Frösche (Nußbaum 1909, Meisenheimer 1911, 1912), Rückenkamm, Schwanzsaum, weiße Schwanzstreifen und Marmorierung des Kopfes bei *Triton cristatus* ♂ (Bresca 1910). Bei letzterer Art werden die konstanten Merkmale (gelbe untere Schwanzkante bei ♀, braunschwarze bei ♂) durch Kastration nicht verändert. Werden Rehe ♂ mit Geweih kastriert, so wird es bei der nächsten Brunst abgeworfen und durch ein dauerndes verbildetes »Perrückengeweih« ersetzt. Eine Ausnahme macht der Erpel, welcher das Prachtkleid nach Kastration nicht verliert, vielleicht weil er so geschwächt wird, daß ihm die Kraft zur Mauserung fehlt. Da die Haare des Menschen periodische Bildungen sind, so können an ihnen auch bei Spätkastraten Veränderungen eintreten. So fielen einem Bildhauer, welcher im 27. Lebens-

<sup>1</sup> Die hier erwähnten Beobachtungen sind zum Teil entlehnt von Hegar (1903).

## B. Andere Theorien zur Erklärung der sekundären Geschlechtscharaktere.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl durch andre Erklärungen zu ersetzen, und es ist dies ein deutlicher Hinweis, wie sehr man allgemein gefühlt hat, daß die sexuelle Selektion im besten Falle nur imstande ist, einen kleinen Teil der vielgestaltigen sekundären Geschlechtsunterschiede verständlich zu machen. Diese Versuche lassen sich in drei Gruppen gliedern.

Die erste geht von korrelativen Beziehungen zwischen Keimdrüse und äußeren Geschlechtszeichen aus, die zweite sucht einen Gegensatz zwischen männlicher und weiblicher Konstitution zu konstruieren, und die dritte faßt nur einige Spezialfälle ins Auge.

### Erste Gruppe: Korrelative Erklärungen.

I. Die Korrelationstheorie. Sehr verbreitet ist die Anschauung, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale in Korrelation stehen mit den Sexualdrüsen, daß diese durch innere Sekretion (vgl. S. 113) nicht nur den Reiz liefern, welcher die Entwicklung der für das betreffende Geschlecht charakteristischen Bildungen auslöst, sondern auch die Ausbildung der Eigentümlichkeiten des andern Geschlechts wenigstens in vielen Fällen verhindert. Näheres über die Korrelationsbeziehungen ist nicht bekannt; man weiß z. B. noch nicht, ob die Hormone direkt auf die betreffenden Organe (Haut, Kelkkopf usw.) einwirken oder indirekt durch Vermittlung des Nervensystems. Für die letztere Auffassung spricht, daß der Geschlechtssinn zentralen Ursprungs ist und nicht erst durch die Genitaldrüsen hervorgerufen wird (sexuelle Verirrungen bei Kindern, Vorliebe der Mädchen für Puppen, Koitusversuche bei Ratten, welche lange vor der Pubertät kastriert wurden [Steinach 1894, S. 336]). Es bleibt also hier noch viel zu forschen übrig, ja in jüngster Zeit mehren sich die Tatsachen, welche beweisen, daß diese Korrelationen bei Insekten fehlen können. Am genauesten untersucht ist das Wechselverhältnis zwischen dem Cervidengeweih und den Sexualorganen durch die schönen Arbeiten von Rörig (1901), aus denen hervorgeht, daß Epididymis und Vas deferens einen ebenso großen korrela-

Kastraten die Verknöcherung verlangsamt wird: die Diaphysen der Röhrenknochen bleiben durch Knorpel getrennt von den Epiphysen, oder verknöchern spät, die Sutura sphenobasilaris bleibt offen, das Zungenbein ist auch in reiferen Jahren noch knorpelig. Eine solche Hemmung der Entwicklung braucht sich aber nicht auf alle sekundären Organe zu erstrecken. So fand Sellheim (Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere, in Beitr. zur Geburtshilfe u. Gynäk. von Hegar, 5, 1904), daß bei Hahnchen, die im Alter von 2—2½ Monaten kastriert worden waren, die Kämme und Lappen zwar klein blieben, während die Sporen und Sichelsfedern eher größer wurden als bei normalen Hahnen. Die verspätete Verknöcherung bedingt oft bei Eunuchen eine ungewöhnliche Körperlänge, wobei Arme und Beine zu lang sind im Verhältnis zur Gesamtgröße. Bei andern Castraten zeigt sich ungewöhnlicher Fettansatz. Dieselben zwei Typen von Hochwuchs und von Fettwuchs fanden Tandler und Grosz (1909, 1910) auch bei den »Eunuchoiden« (Fig. 63), d. h. bei Personen mit unterentwickelter Gonade. Von manchen Forschern werden diese beiden Erscheinungen als eine Wirkung der Hypophyse angesehen, welche durch die Kastration zuweilen hypertrophiert. Die genannten Autoren konnten nun weiter in einer sehr verdienstvollen Arbeit (1908) über die Skopzen (Rumanen russischer Abkunft, welche sich aus religiösen Gründen kastrierten) zeigen, daß der Einfluß der Keimdrüse auf die sekundären Merkmale nicht von den Keimzellen, sondern von der Zwischensubstanz ausgeht. Erstere gehen nämlich bei Röntgenbestrahlung zugrunde, während letztere intakt bleibt. Derartig behandelte Rehböcke werden unfruchtbar, verhalten sich aber im Geweihwechsel und sonstigen Eigenschaften (Verwachsungen der Epiphysen, Rückbildung der Thymus) normal. Dazu kommt als weiterer Beweis, daß wenn einseitig kryptorche Pferde kastriert werden, sie den Hengstcharakter vollständig bewahren, weil der in der Leibeshöhle zurückbleibende Hoden zwar steril ist, aber normale Zwischensubstanz aufweist. Wird bei Ratten oder Meerschweinchen eine autoplastische Hodentransplantation (von einem ♂ auf ein andres ♂) vorgenommen, so werden nervöse Einflüsse der Keimdrüse durch die Nervendurchschneidung ausgeschaltet. Solche transplantierte Hoden sind

jahre wegen beiderseitiger Hodentuberkulose kastriert werden mußte, wenige Wochen später die Kopf-, Bart- und Schamhaare aus. Diejenigen des Kopfes wurden später wieder reichlicher, während die andre Behaarung sehr spärlich blieb.

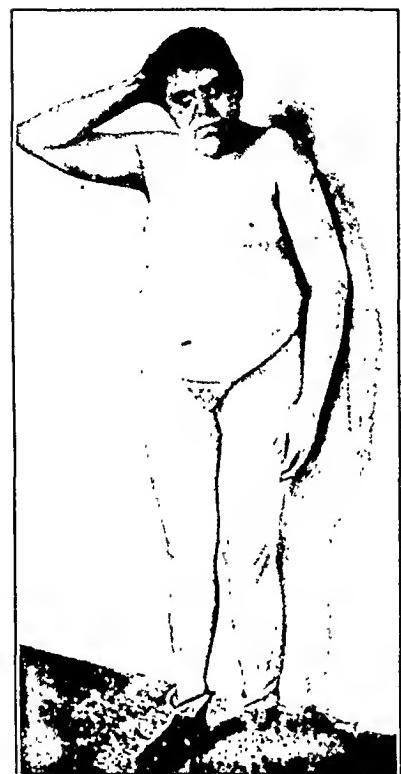


Fig. 63. Eunuchoid Karl K., 51 Jahre alt, auffallend hochbeinig, bartlos, ohne vorspringenden Kehlkopf, mit Kastratenstimme, mit Fettanhäufung an Mammae, Unterbaueh, Hüften, Scham- und Achselhaare sehr spärlich. Penis sehr klein, Hoden kaum erbsengroß. Nach Tandler und Grosz 1910.

b) Doppelseitige Kastration von Jugendformen bewirkt Ausfall oder Entwicklungshemmung der sekundären und vielfach auch der primären Merkmale des betreffenden Geschlechts: helle Stimme, etwas vergrößerter, aber sonst kindlicher, nicht vorspringender Kehlkopf, Bartlosigkeit, mangelhafte Behaarung der Pubes, kleiner Penis früh operierter Eunuchen; Verkümmерung der Brustdrüse nach Ovariotomie bei Mädchen. Frühkastrierte Hengste (=Wallachen), Bullen (=Ochsen) und Eber behalten ihre jugendlichen Formen und sind daher den weiblichen Tieren ähnlich; bei den Ochsen verlängern sich Kopf und Hörner durch stärkeres Wachstum, während die kastrierten Eber die Hautfalten durch Fettansatz verlieren. Beim Kapaun geht die krähende Stimme verloren, und der Kehlkopf, der Kamm, die Kopflappen, die Sporen und die Sichelfedern bleiben klein. Werden Merinoschafe, deren ♂ gehörnt sind, im ersten Monat kastriert, so bekommen sie keine Hörner, während bei Kastration im 2. oder 3. Monat die Hörner gebildet werden, aber klein

bleiben (Castle, Science 35, 1912, S. 574). Versuche an jungen Ziegenböcken haben gezeigt, daß eine einseitige Kastration wirkungslos ist. Alle diese Tatsachen erklären sich unter der Annahme, daß die Kastration eine Entwicklungshemmung bewirkt, wofür auch spricht, daß bei jugendlichen männlichen oder weiblichen

und verfolgt und halten den Schwanz dabei hoch). Bei Säugern übt das interstitielle Gewebe der Gonade also einen spezifischen Reiz aus: es hemmt die heterologen und fördert die homologen Merkmale. Durch Ovarientransplantation läßt sich ein Saugetier-♂ femininieren. Es bedarf weiterer Untersuchungen, ob dieser Satz auch für andre Wirbeltiere gilt.

Meisenheimer fand, daß ein kastrierter Frosch, welcher seine Daumenschwiele verlor, sie wieder erhält nach Einpflanzung von Ovarialsubstanz, wie Fig. 64 erkennen läßt. Man kann also jetzt nicht mehr für den Frosch mit Emery (1893, S. 413) behaupten, daß die Hoden und die Ovarien einen spezifischen Reiz ausüben und die Verschiedenheit der sekundären Merkmale hierauf beruht<sup>1</sup>. Trotzdem wird vermutlich auch bei Amphibien in jedem Geschlecht ein spezifischer Reiz ausgeübt, denn als Bresca einem *Triton cristatus* ♂ den Kamm herausschnitt und dafür einen entsprechenden Streifen der Rückenlinie eines ♀ annähte, entstand eine kammartige Erhebung, welche bei einem kleinen Implantat (Fig. 65, 1 und 2) sogar die charakteristischen Zacken erhielt, während diese (Fig. 65, 3) bei einem sehr großen Implantat freilich fortblieben. Ein Hautstück eines ♀ verliert also seinen weiblichen Charakter, wenn es auf ein ♂ überpflanzt wird. Der spezifische Reiz entsteht wahrscheinlich durch das Zusammenwirken mehrerer Hormone. Beim Frosch liefern vielleicht Hoden und Eierstock dasselbe Hormon A, während das Vas deferens oder ein anderes Organ ein spezifisches Hormon B erzeugt. A+B sind nötig zur Hervorrufung einer Daumenschwiele, wobei es gleichgültig ist, ob A von einem ♂ oder einem ♀ herrührt.

c) Kastration ausgewachsener Individuen verändert nicht die sekundären, nichtperiodischen Merkmale, welche ein phyletisches Endstadium darstellen, kann aber die primären Teile (Leitungswege, äußere Genitalien) zur Verkümmерung bringen, was sich leicht aus dem

<sup>1</sup> Vor kurzem beobachtete Smith (1913), daß die Daumenschwiele eines im Dezember 1911 kastrierten Frosches von selbst wieder erschien im Januar 1913, nachdem sie in der Zwischenzeit vollständig sich rückgebildet hatte. Das läßt vermuten, daß ihre Bildung außer von den Gonaden noch von einem oder von mehreren andern Organen mit innerer Sekretion abhängt, die sie unter Umständen allein hervorrufen.

völlig steril, also ist auch der Einfluß der Keimzellen beseitigt. Trotzdem entwickeln sich die männlichen Organe normal. Steinach (1912) schließt daraus mit Recht, daß sie von dem interstitiellen Gewebe ausgelöst sind und bezeichnet dieses daher direkt als »Pubertätsdrüse«.

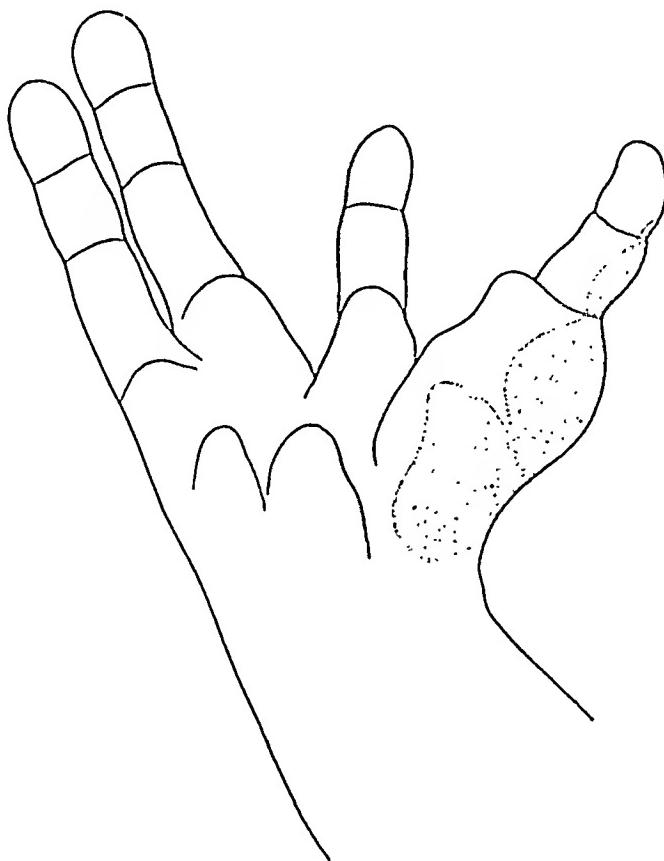


Fig. 64. Hand eines männlichen Frosches, der im Januar 1910 kastriert, am 13. September 1910 mit Ovarialsubstanz versehen und am 27. September 1910 getötet wurde. Die Daumensehwiele hat sich in typischer Weise entwickelt, wenngleich sie nicht die normale Größe erreicht hat. Nach Meisenheimer aus Plate.

(Diese Benennung ist nicht einwandfrei, da die Schilddrüse bei den Pubertätserscheinungen mitwirkt.) Werden Ovarien auf jungkastrierte ♂ übertragen (homoplastische Transplantation), so bleiben die männlichen Organe infantil, aber die sonstigen morphologischen und psychischen Merkmale sind ausgesprochen weiblich (sehr große Brustdrüsen und Zitzen; Körperperformen, Fettansatz, bei Ratten auch die Haare, haben weibliches Gepräge; sie werden von echten ♂ als ♀ angesehen

das Weib eine Andeutung desselben erhält. Da nun die Weibchen überwiegend den phyletisch jüngeren Zustand repräsentieren, so neigen sie besonders dazu, nach Kastration oder im Alter Merkmale des andern Geschlechts anzunehmen: Hennen, Fasanen und Birkhenne (Fig. 67), die im Alter »hahnenfederig« werden, Perrückengewehe weiblicher unfruchtbare Rehe, welche nicht gewechselt werden. Einen eigenartigen Fall hat Gallardo (1913) kurzlich bekannt gegeben, daß eine

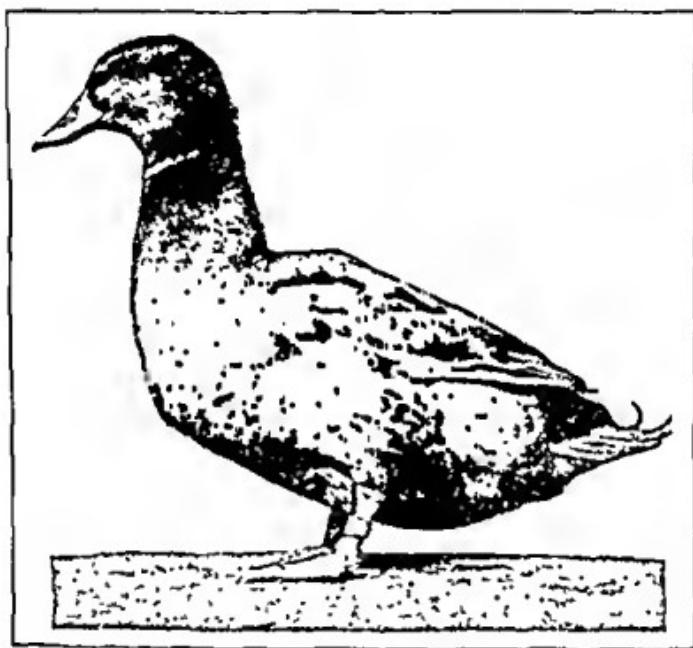


Fig. 66. Kastrierte ♀ Rouen-Ente mit Erpfelfedern und männlicher Farbung, nach Goodale (1910) aus Plate

Argentinierin von  $22\frac{1}{2}$  Jahren, Mutter mehrerer Kinder, infolge einer Zyste des rechten Eierstocks Haare an Oberlippe, Kinn, Backen, zwischen den Augenbrauen, am Bauch, an den Hinterbacken und Beinen bekam, während die Stimme rauh wurde, die Brüste atrophierten und die Menses ausblieben. Nach operativer Entfernung der Zyste fiel die männliche Behaarung wieder aus und der weibliche Typus kehrte vollständig zurück. Umgekehrt kann auch ein Mannchen durch Entfernung der Hoden in die phyletisch höhere Stufe des Weibchens aufrücken:

Nichtgebrauch erklärt. Kastrierte Hähne bleiben in Färbung und Stimme unverändert, nur Kamm und Kehllappen schrumpfen ein bei den Kapaunen. Die Brustdrüse der Frau bleibt unverändert nach Ovariotomie, und Melkkühe geben sogar nach Entfernung der Eierstöcke längere Zeit und mehr Milch als vorher. Die Prostata der Eunuchen ist oft sehr leistungsfähig.

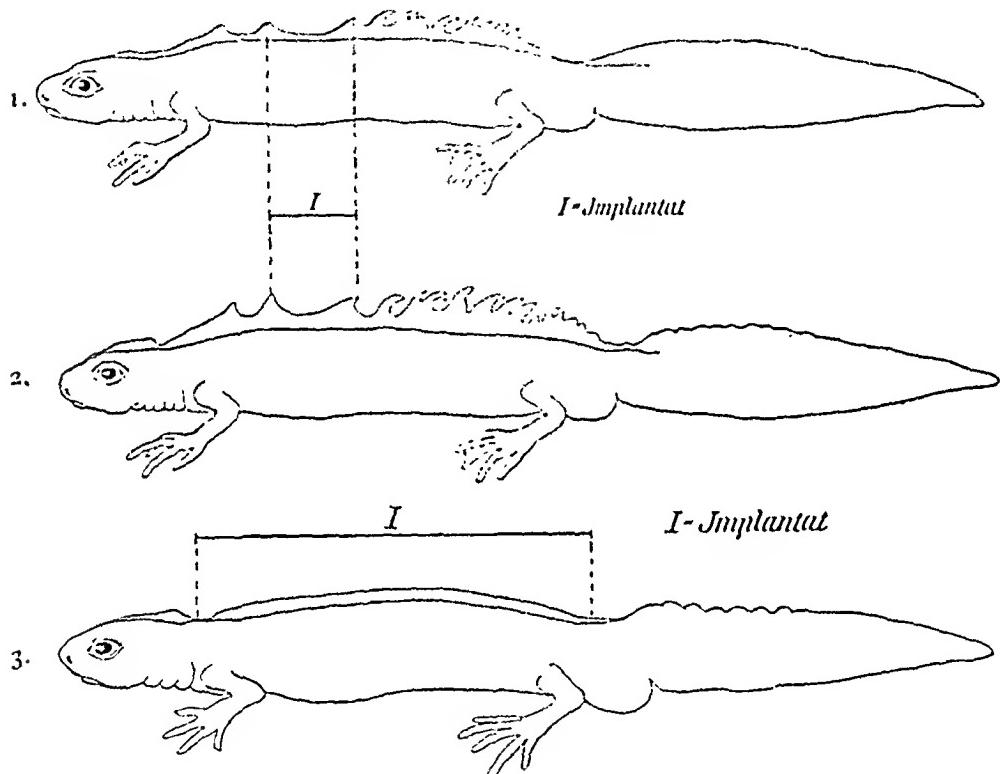


Fig. 65. *Triton cristatus* ♂ mit Implantat aus der Rückenlinie des ♀. 1 operiert am 15. November 1908. 2 dasselbe abgebildet am 20. Februar 1909. 3 ein anderes Tier, operiert am 13. Februar 1909, abgebildet am 14. April 1909. Nach Bresca, 1910.

d) Kastration ausgewachsener Tiere oder Alterssterilität ruft häufig die sekundären Merkmale des andern Geschlechts hervor, wenn diese das phyletisch höher stehende Stadium darstellen, wenn also das kastrierte Tier noch die Möglichkeit hat, das betreffende sekundäre Merkmal weiter zu entwickeln (Poll 1909). So erhält die kastrierte Ente (Fig. 66) am Schwanz die nach oben gebogenen Erpel-federn und die männliche Färbung, während der kastrierte Erpel sich nicht verändert. Im Alter verliert der Mann nicht den Bart, während

das Weib eine Andeutung desselben erhält. Da nun die Weibchen überwiegend den phyletisch jüngeren Zustand repräsentieren, so neigen sie besonders dazu, nach Kastration oder im Alter Merkmale des andern Geschlechts anzunehmen: Hennen, Fasanen und Birkhennen (Fig. 67), die im Alter »hahnenfederig« werden, Perrückengeweihe weiblicher unfruchtbare Rehe, welche nicht gewechselt werden. Einen eigenartigen Fall hat Gallardo (1913) kürzlich bekannt gegeben, daß eine

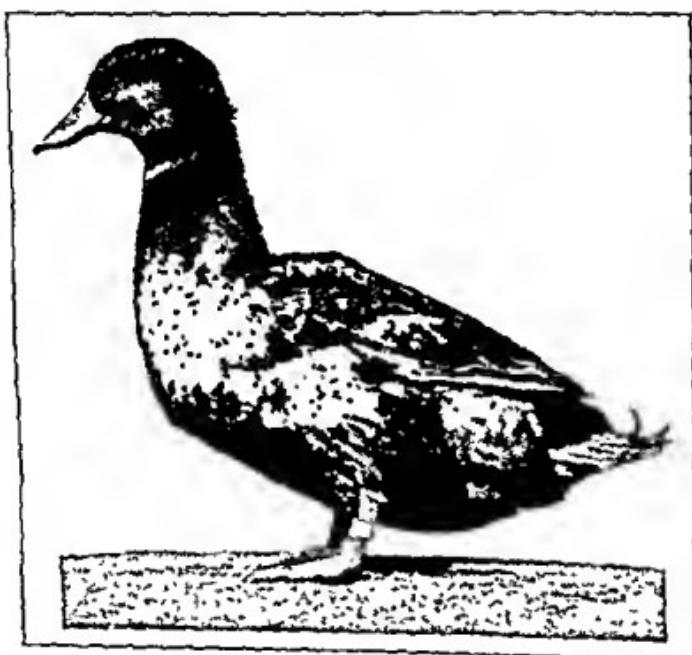


Fig. 66. Kastrierte ♀ Rouen-Ente mit Erpffedern und männlicher Farbung, nach Goodale (1910) aus Plate.

Argentinierin von  $22\frac{1}{2}$  Jahren, Mutter mehrerer Kinder, infolge einer Zyste des rechten Eierstocks Haare an Oberlippe, Kinn, Backen, zwischen den Augenbrauen, am Bauch, an den Hinterbacken und Beinen bekam, während die Stimme rauh wurde, die Bruste atrophierten und die Menses ausblieben. Nach operativer Entfernung der Zyste fiel die männliche Behaarung wieder aus und der weibliche Typus kehrte vollständig zurück. Umgekehrt kann auch ein Männchen durch Entfernung der Hoden in die phyletisch höhere Stufe des Weibchens aufrücken:

Vergrößerung der Zitzen bei Wallachen, der Zitzen und Hörner bei Ochsen; Brüten der Kapaune; beim Taschenkrebs *Inachus scorpio* erhält das durch *Sacculina* kastrierte ♂ das breite Abdomen des ♀ (Fig. 68).



Fig. 67. Birkhahn (links), Birkhenhuhn (rechts oben) und hahnenfederige Henne unten in der Mitte. Nach Exemplaren des phyletischen Museums in Jena.

Eine Weibchenähnlichkeit kann vorgetäuscht werden durch Ausfall der periodischen Brunstorgane (siehe bei a).

Aus solchen Erscheinungen muß man schließen, daß in jedem Individuum die Anlagen beider Geschlechter vorhanden sind, was

sich für die Wirbeltiere auch aus der Ontogenie des Genitalapparats beweisen lässt (vgl. Vbgl. Fig. 81). Jedes Tier ist ein

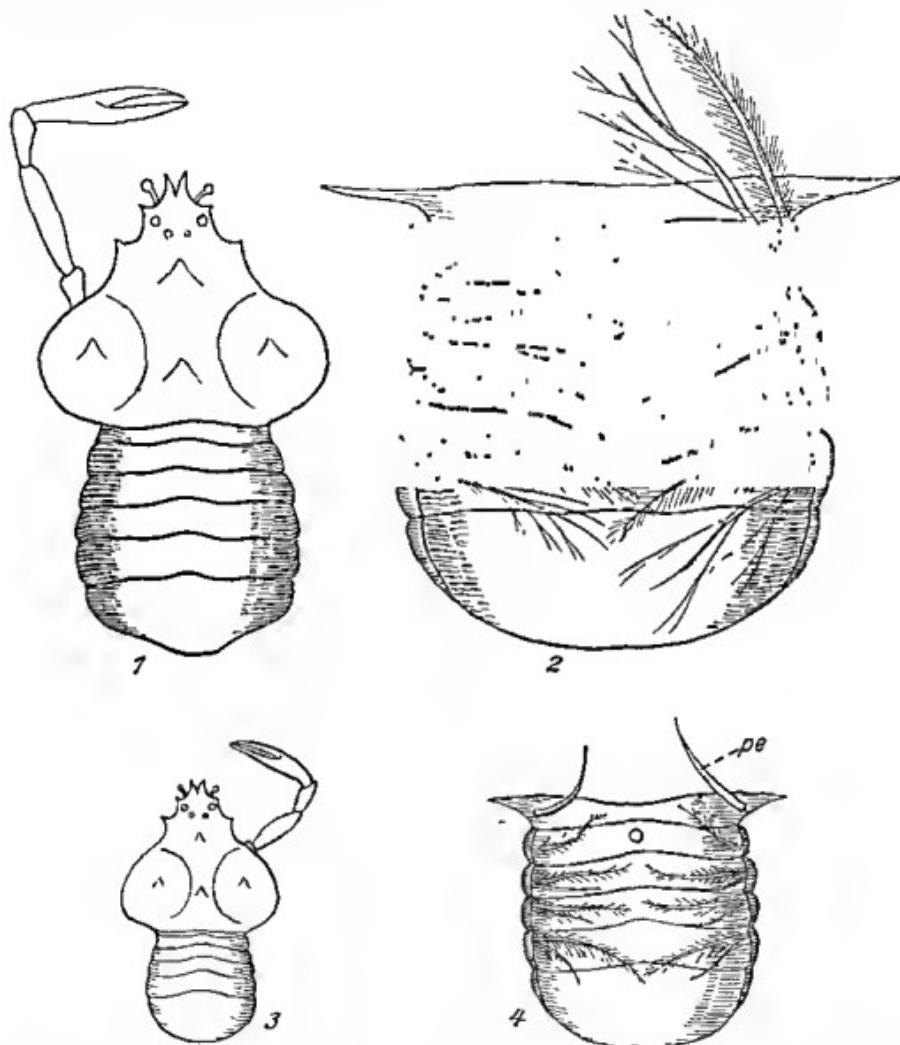


Fig. 68 1 *Inachus scorpio* ♀, 2 dessen Abdomen von unten, 3 ein durch Sacculina kastriertes ♂, welches die breite Form des weiblichen Hinterleibs angenommen hat; 4 Abdomen von 3 mit den federigen Beinen des ♀ und Penes (pe). Nach Smith aus Plate.

potentieller Zwitter, bei dem das eine Geschlecht latent bleibt, sich aber unter Umständen nach Kastration oder im Alter bemerkbar macht.



Fig. 69. Griechischer Gynäkomast (20jähriger Rekrut), nach Haeckel aus Plate.

Zur Erklärung dieses Auftretens der heterologen Merkmale sei daran erinnert, daß das schon befruchtete Ei eine bestimmte Geschlechts-tendenz hat, je nachdem es ein einfaches oder doppeltes X-Chromosom infolge der Befruchtung besitzt (vgl. Vbgl. § 41). Gleichzeitig sind in ihm die Erbfaktoren des andern Geschlechts latent enthalten. Damit die sekundären Merkmale des eigenen Geschlechts sich entfalten können, müssen die innersekretorischen Reize der Keimdrüse und anderer Drüsen (Hypophyse, Thyreoidea, Schilddrüse, Nebennieren) hinzukommen. Es scheint nun, daß diese Hormone die heterologen Anlagen unterdrücken, also gleichzeitig fördernd und hemmend einwirken. Durch die Kastration oder Altersrückbildung werden diese Hemmungen der Merkmale des andern Geschlechts aufgehoben.

Sind diese Gegensätze einmal ausnahmsweise nicht scharf ausgeprägt, so können die sek. Charaktere beider Geschlechter in wechselnder Mischung auftreten (Gynandromorphismus). So z. B. wenn bei einer Frau trotz Ovarien und weiblicher Leitungswege ein Bart und eine tiefe Stimme vorhanden sind, oder wenn ein Gynakomast (Fig. 69) trotz der Hoden und des Penis stark entwickelte Bruste, breite Hüften, Bartlosigkeit und hohe Stimme aufweist. Wenn fruchtbare weibliche Rehe ein Perricker-geweih besitzen, welches zur Zeit des Gebärens gewechselt wird, oder wenn Schmetterlinge (Fig. 70) auf der einen Seite männlich, auf der andern weiblich gefarbt sind oder beide Färbungen streifenartig gemischt zeigen. Naheres hierüber in Vbgl. § 42. Eine Erklärung dieser Erscheinungen steht noch aus. Man kann vorläufig nur sagen, daß sie auf einer Störung des normalen Zusammenwirkens der innersekretorischen Organe beruhen müssen.

e) Kastration selbst jugendlicher Organismen ist zuweilen völlig wirkungslos: die sekundären Merkmale entwickeln sich trotz fehlender Keimdrüsen normal, eine korrelative Gebundenheit ist nicht vorhanden. Oudemans (1899) hat auf diese interessante Ausnahme aufmerksam gemacht, indem er zeigte, daß beim Schwammspinner (*Ocneria dispar*) eine Kastration der Raupen die Ausbildung der sekundären Charaktere und der sexuellen Instinkte (Kontus, Bildung des Schwammes) nicht im geringsten beeinträchtigt, und seine Angaben sind von Kellogg (1904) für die Raupen von *Bombyx mori* durchaus bestätigt worden.

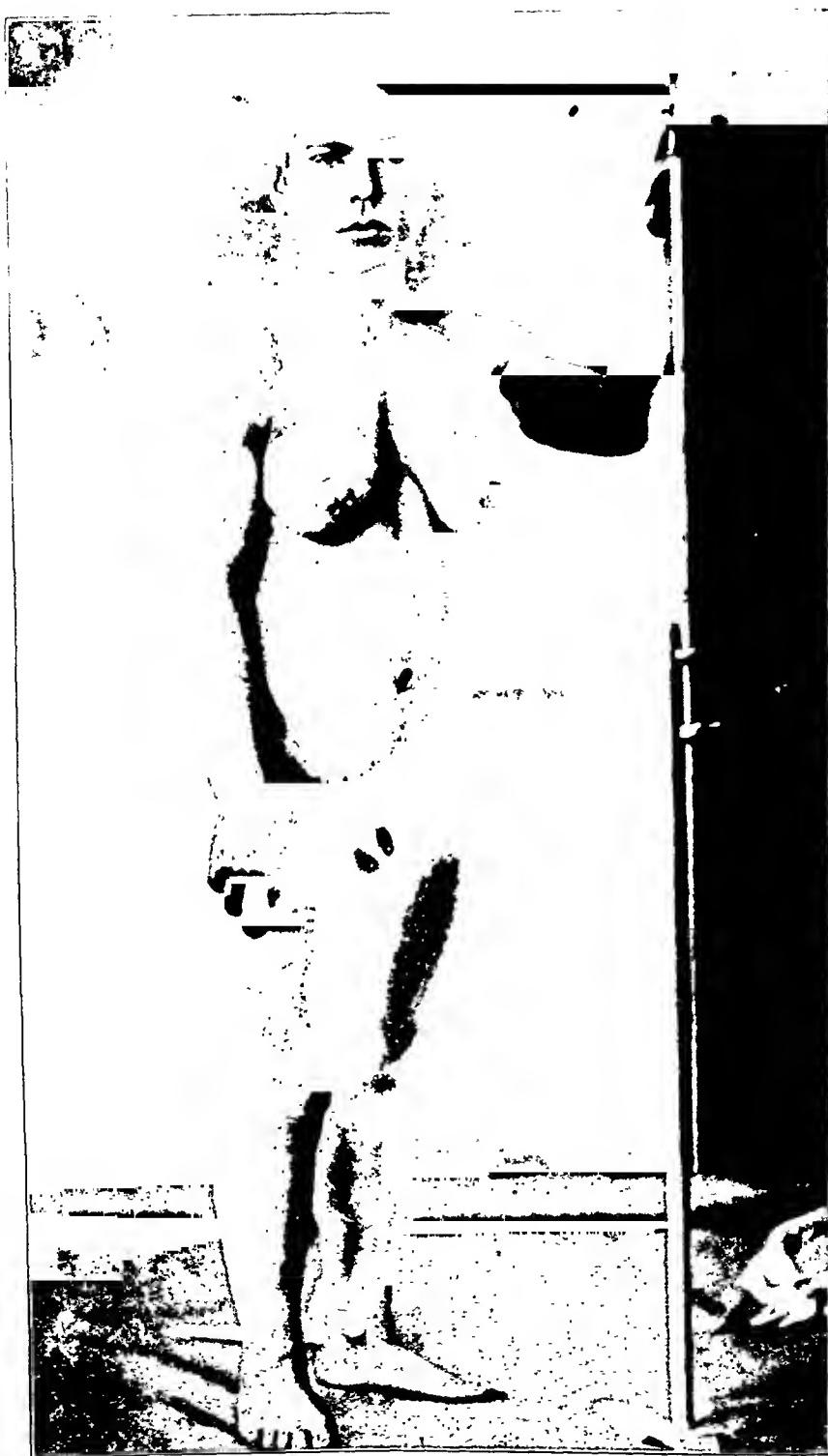


Fig. 69. Griechischer Gynäkomast (20jähriger Rekrut), nach Haeckel aus Plate.

*Gryllus campestris* keine Unterschiede von normalen Tieren finden. Die ♂ zirpten wie gewöhnlich und klebten ihre Spermatophoren an die ♀, und die kastrierten ♀ steckten ihre Legeröhre in die Erde. Die Insekten stehen also hinsichtlich des Verhaltens nach der Kastration im scharfen Gegensatz zu den Wirbeltieren und den Krebsen. Eine Ausnahme scheint nur die Bienengattung *Andrena* zu bilden, bei der nach Perez die stylopierten Individuen, ♂ wie ♀, in Farbung, Behaarung und Form der Beine einzelne Eigentümlichkeiten des andern Geschlechts annehmen. Offenbar liegt hier ein spezieller, der Nachuntersuchung bedürftiger Fall vor, denn bei stylopierten Wespen (*Polistes metricus*) konnte Wheeler (1910) keine Übergänge zu dem andern Geschlecht beobachten. Jener Gegensatz zwischen Wirbeltieren und Insekten ist von einigen Forschern begründet worden mit der Verschiedenartigkeit der Entwicklung. Bei den Insekten pflegen sich gerade diejenigen Teile, an denen die sekundären Merkmale meistens zum Ausdruck kommen, die Fühler, Flügel, Mundwerkzeuge und Beine als selbständige »Imaginalscheiben« zu entwickeln, welche wie ein Fremdkörper in der Larve sitzen und offenbar in ihrer Entwicklung von den Genitalorganen ganz unabhängig sind; bei den Wirbeltieren hingegen entwickeln sich alle Teile in wechselseitiger Abhängigkeit, wie die vielen Organe mit innerer Sekretion lehren. Das Verhalten der Insekten soll nun dadurch entstanden sein, daß die Larven sich an die verschiedensten Lebensverhältnisse anpassen mußten, ohne daß die Organisation der Imago in Mitleidenschaft gezogen wurde. Diese Auffassung ist wenig plausibel, denn die Larve konnte sich in der verschiedensten Weise verändern, ohne die Korrelation zwischen Gonade und Imaginalscheibe

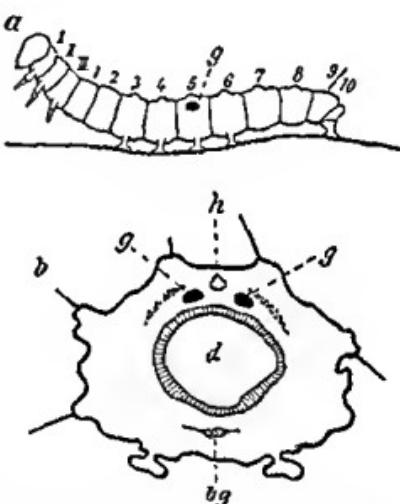


Fig. 71a Raupe von *Ocetia dispar*, ganz und im Querschnitt, um die Lage der Keimdruse (g) zu zeigen (h Herz, d Darm, bg Bauchmark). Nach Meisenheimer, 2. Teil aus Goldschmidt.

Meisenheimer (1909) erweiterte diese Angaben durch den Nachweis, daß bei *Ocneria dispar* selbst auf Einpflanzung der Geschlechtsdrüsen des andern Geschlechts nichts sich ändert an den Geschlechtscharakteren. Solche ♂ mit eingesetzten Eierstöcken machen sogar andauernde Koitusversuche und besitzen normale Kopulationsorgane.

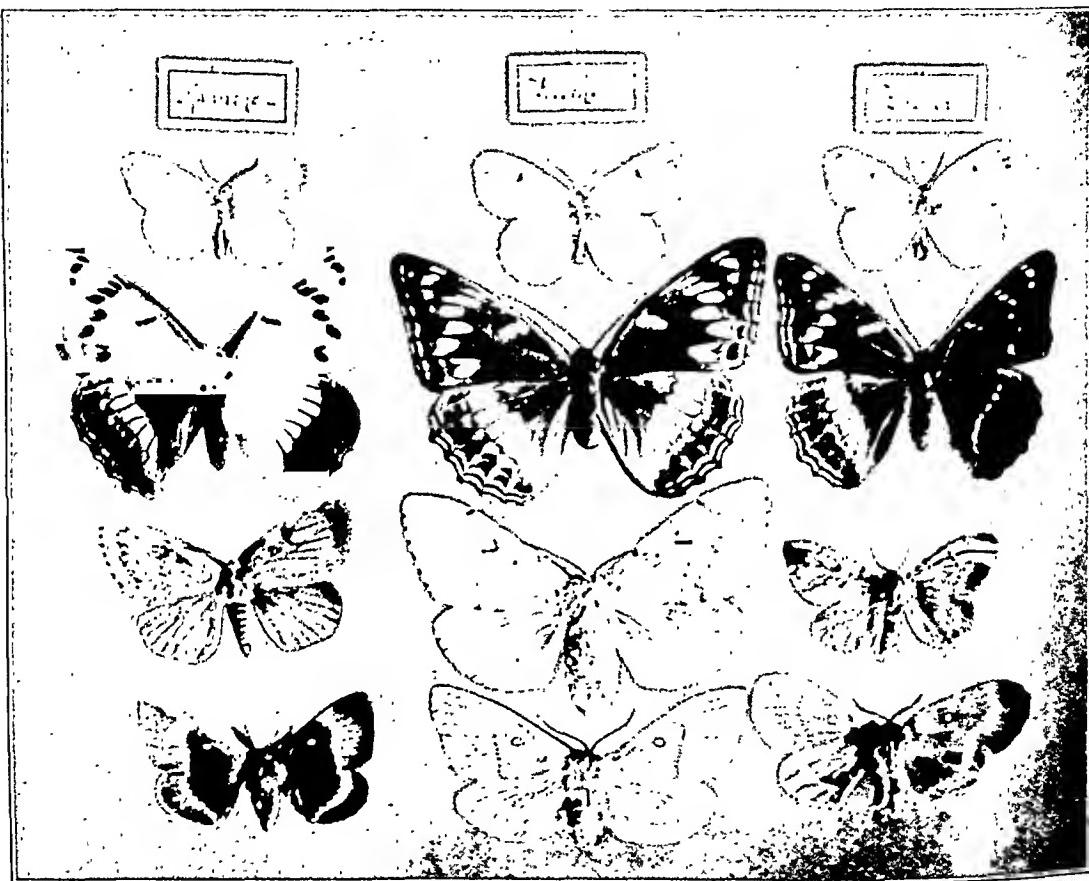


Fig. 70. Gynandromorphe Schmetterlinge nach einem Präparat des phyletischen Museums in Jena; links ♂, in der Mitte ♀, rechts Zwitter. Von oben nach unten *Anthocharis cardamines*, *Limenitis populi*, *Ocneria dispar*, *Gastropacha quercus*.

Auch die Färbung eines regenerierten Flügels bleibt unverändert trotz implantierter Keimdrüse des andern Geschlechts; diese schönen Versuche wurden so gemacht, daß einer jungen männlichen Raupe die Hoden und auf einer Seite die Flügelanlage entfernt und Ovarien eingesetzt wurden (Fig. 71a); die Flügel beider Seiten waren an dem so erhaltenen Schmetterling gleich gefärbt, aber natürlich ungleich groß (Fig. 71b). Ebenso konnte Regen (1910) bei als Larven kastrierten ♂ oder ♀ von

förmig; Uterus, Tuben und Eierstöcke fehlten. Offenbar muß der Reiz zur Ausbildung des weiblichen Habitus hier von andern Organen ausgegangen sein. Poll (1909) hat eine weibliche Kolbenente, *Netta rufina*, beschrieben, welche sich in der Färbung stark einem Männchen naherte, aber keine Spur eines Eierstocks besaß; es waren nur das Rudiment eines Eileiters und jederseits mächtige Urnierenreste vorhanden.

Zusammenfassung bezüglich der Korrelationstheorie. Die Korrelationstheorie in ihrer strengen Form, nach der alle primären und sekundären Geschlechtsmerkmale nur durch den formativen Reiz der Keimdrüse hervorgerufen werden, läßt sich nicht aufrecht erhalten. In dem befruchteten oder parthenogenetischen Ei sind die Erbfaktoren beider Geschlechter vorhanden; es besitzt aber trotzdem, abgesehen von Zwittern, nur eine Geschlechtstendenz, welche wahrscheinlich im Zusammenhang steht mit der Zahl der X-Chromosomen. Bei den Insekten entwickeln sich die sekundären Merkmale völlig unabhängig von der Keimdrüse, womit nicht gesagt ist, daß nicht eine oder mehrere Korrelationen unbekannter Natur mit andern Organen vorliegen. Bei Krebsen und Wirbeltieren ist hingegen eine weit gehende Abhängigkeit der sekundären Merkmale von der Keimdrüse nachgewiesen. Durch diese innersekretorische Korrelation werden die Anlagen des eignen Geschlechts in der Entwicklung gefordert, die des andern gleichzeitig gehemmt. Durch Kastration oder Altersrückbildung kann diese Hemmung beseitigt werden, so daß dann die Merkmale des andern Geschlechts zur Entfaltung kommen können, wenn sie bei diesem auf der höheren phyletischen Stufe sich befinden, während die periodischen Brustcharaktere des eignen Geschlechts ausfallen oder verkümmert auftreten (Perrückengeweih des kastrierten Rehbocks). Eine Ausnahme macht der kastrierte Erpel, welcher sein Prachtkleid nicht verliert. Kastration in früher Jugend veranlaßt eine ausgedehnte Entwicklungshemmung, wodurch männliche Tiere eine gewisse Ähnlichkeit mit den Weibchen bekommen können. Kastration ausgewachsener Tiere beeinflußt die permanenten sekundären Merkmale nicht, wenn sie sich auf der höheren phyletischen Stufe befinden. Bei Säugetieren hängt die Entwicklung der sekundären Merkmale nicht nur von der Keimdrüse, sondern auch

zu beeinflussen. Es erscheint mir viel wahrscheinlicher, daß die sekundären Merkmale der Insekten von andern innersekretorischen Organen abhängen in einer zurzeit noch nicht bekannten Weise. Steche (1912) fand bei männlichen Raupen das Blut von gelber, bei weiblichen von grüner Farbe. Es muß also hier ein durchgreifender Unterschied im Stoffwechsel vorliegen, dessen Ursache zugleich bestimmen könnte, welche sekundären Merkmale zur Entfaltung kommen. Zurzeit ist es verfrührt, jede innersekretorische Beeinflussung bei den

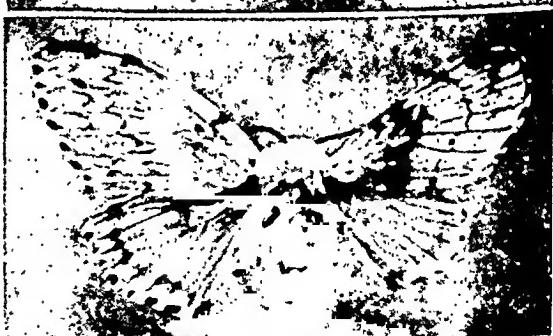
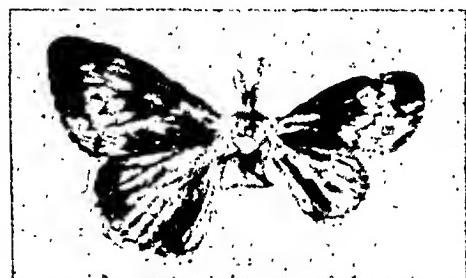


Fig. 71b. *Ocneria dispar*, links ♂, rechts ♀, mit regenerierten Flügeln.  
Nach Meisenheimer.

Insekten für vollständig ausgeschlossen zu halten, bloß weil sie von den Gonaden sicher nicht herröhrt.

f) Bei angeborenem Mangel der Keimdrüse sind zuweilen die übrigen primären und sekundären Organe vorhanden. Hegar (1903) schließt hieraus, daß diese Merkmale nicht korrelativ von den Keimdrüsen abhängen können und verweist auf folgende Beobachtungen. Ein an Phthise mit 24 Jahren gestorbenes Mädchen hatte völlig weiblichen Körperbau mit normaler Büste, Vulva und Hymen. Die Scheide war ein kurzer Blindsack; das Becken war trichter-

Aber diese lamarckische Auffassung genügt nicht, denn das Problem besteht gerade darin, zu erklären, warum nur das eine Geschlecht durch äußere oder innere Faktoren so hochgradig modifiziert wurde.

Zweite Gruppe: Der Dimorphismus beruht auf gegensätzlicher Konstitution der Geschlechter.

3. Wie in der »Vererbungslehre« § 40, 41 näher ausgeführt ist, haben die neueren Kreuzungsexperimente und die zytologische Analyse zu folgenden Anschauungen geführt:

Die primären Geschlechtsmerkmale beruhen auf Erbfaktoren, welche mendeln, wobei das eine Geschlecht homozygot, das andre heterozygot ist. Bei dem sog. *Abraxastypus* ist ♀ = *Wm* und bildet daher zwei Sorten Eier, während das ♂ homozygot = *mm* ist; beim sog. *Drosophilatypus* ist umgekehrt ♂ = *Mw* und bildet daher zwei Sorten Samen, während das ♀ homozygot = *ww* ist.

Die zwei Sorten derselben Keimzelle in jedem Typus unterscheiden sich dadurch, daß die eine ein überzähliges *X*-Chromosom enthält, während die andre es nicht besitzt. Die andre Keimzelle ist immer = *n* + *X*, wobei *n* jede Zahl bedeuten kann.

Also bei *Drosophila*: Spermie *n* + *X* und Spermie *n*; Ei *n* + *X*

bei *Abraxas*: Ei *n* + *X* und Ei *n*; Spermie *n* + *X*.

Bei der Befruchtung entstehen:

*Drosophila*:  $2n+2X = \text{♀}$ .  $2n+1X = \text{♂}$

*Abraxas*:  $2n+2X = \text{♂}$ .  $2n+1X = \text{♀}$

In der unentwickelten Keimzelle sind die Anlagen für beide Geschlechter latent vorhanden. Man nimmt nun an, daß von *1X* ein Reiz ausgeübt wird, welcher den rezessiven Typus erzeugt, während von *2X* ein starkerer Reiz ausgeht, welcher den dominanten Typus auslöst. Die Erbfaktoren der sekundären Geschlechtsmerkmale sind gekoppelt an die zugehörigen primären und treten daher als Regel immer mit diesen zusammen auf. Das *X*-Chromosom ist häufig zugleich Träger gewisser »geschlechtsabhängiger« Faktoren, welche bei bestimmten Kreuzungen gewisse Merkmale nur in einem Geschlecht auslösen, obwohl andre Kreuzungen beweisen, daß sie sich auch an dem andern Geschlecht

von andern innersekretorischen Organen, namentlich von Hypophyse, Thyreoida und Thymus ab. Daher können sie auch bei vollständig fehlender Gonade typisch ausgebildet sein.

Endlich sei noch betont, daß die Korrelationstheorie in keinem scharfen Gegensatz zur Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl steht und daher mit dieser wohl vereinbar ist, denn sie sucht den Ursprung der sekundären Merkmale zu erklären, während Darwin von der Variabilität derselben ausgeht. Beide Theorien greifen das Problem an verschiedenen Punkten an.

2. Cunningham (1900, S. 37 ff.) sucht die sekundären Geschlechtsmerkmale von einem doppelten Gesichtspunkt aus zu erklären. Er betrachtet sie erstens als somatogene Eigenschaften, welche erblich geworden sind, aber in der Weise, daß die Vererbung sie hervorruft »for the most part in that period of life and in that class of individuals in which they were originally acquired«. Zweitens sollen sie bestehen »in modifications of growth in particular parts of the body, very often in excessive growth or hypertrophy. They may, in fact, in many cases, be correctly described as excrescences, and these excrescences are as truly the result in the first instance of mechanical or other irritation, as a corn in the human epidermis. But the irritation and the consequent hypertrophy or proliferation have been in every generation inseparably associated with a certain condition of the organism, that condition, namely, in which the testes, or the ovaries in certain cases, were mature and active«. Mit diesen Worten scheint mir mehr eine Umschreibung als eine Erklärung der Tatsachen gegeben zu sein. Cunningham bleibt uns den Beweis schuldig, daß diese Bildungen durch »mechanischen oder irgend einen andern Reiz« entstanden sind, und ebensowenig erfahren wir, warum sie ursprünglich nur somatogenen Ursprungs sein sollen und nicht zum Teil auch aus Keimesvariationen hervorgegangen sein können. Es ist bis jetzt noch niemandem gelungen, eine Schmuckfarbe, eine Duftschuppe, einen Bart oder andre passive Organe auf mechanische Reize zurückzuführen. Ferner bleibt es unverständlich, warum denn diese Reize der Außenwelt immer nur die Männchen zur Fortbildung getrieben haben. Daß alle diese auffallenden Attribute der Männchen eine natürliche Ursache haben, ist selbstverständlich.

selbe behauptet, aber die sekundären Geschlechtscharaktere ausgenommen. Wenngleich also die männliche phyletische Präponderanz im Tierreich zweifellos in der weitesten Verbreitung existiert, so herrscht sie doch nicht ausnahmslos. Bei niederen Invertebraten sind oft beide Geschlechter gleich hoch entwickelt oder die ♀ haben kompliziertere Sexualorgane und sind auch oft größer. Aber überall, wo die sekundären Sexualorgane besonders ausgeprägt sind (Insekten, Fische, Vögel, Säuger), verleihen sie den ♂ einen bedeutenden Vorsprung, so daß ich die «morphological superiority of the female sex» von Montgomery (1904) nicht anerkennen kann. Solche Fälle, in denen die ♀ sich weiter differenziert haben als die ♂, sind fast immer erklärbar als Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse, welche in erster Linie das Weibchen beeinflußten. Dazu gehören jene Parasiten (Kopepoden, Sacculinen u.a.) deren Weibchen durch eine enorme Produktion von Eiern und die Festheftung an dem Wirtstier hochgradig umgestaltet worden sind, während die mehr oder weniger frei beweglichen Männchen eine primitivere Organisation bewahrt haben. Ferner manche Insekten, deren Weibchen sekundär ihre Flügel verloren haben, während sie bei den Männchen nicht verkummerten (Fig. 78). In dieselbe Kategorie sind zahlreiche Fälle von Mimikry bei weiblichen Schmetterlingen zu zählen, während das weniger schutzbedürftige Männchen die ansterale Farbung bewahrt hat. Wir verdanken Haase (1891) zahlreiche Beispiele dafür, daß die Mimikry immer bei den Weibchen beginnt, Eimer (1895) hat weitere Fälle mitgeteilt und wohl der beste Kenner auf diesem Gebiete, Poulton (1898, S. 580), hat sich in demselben Sinne ausgesprochen. Indem nun weit verbreitete Arten in verschiedenen Regionen verschiedene Schmetterlinge imitieren, kann ein merkwürdiger Polymorphismus der Weibchen sich ausbilden. Eins der schönsten Beispiele hierfür ist der afrikanische *Papilio merope*, von dem fünf verschiedene Sorten Weibchen, aber nur eine männliche Form bekannt sind. Unter diesen verschiedenen Weibchen ist ein nichtmimetisches, welches dem Männchen sehr ähnelt und daher wohl die ansterale Form seines Geschlechts darstellt (siehe Weismann 1902, I, S. 106ff.). Piepers (1898) konstatierte für die Pieriden im allgemeinen weibliche, in einigen Fällen männliche Präponderanz, ohne aber den Schlüssel des Verständnisses zu

zeigen können. Diese wenigen Bemerkungen schicke ich hier voraus, um zu zeigen, daß nach den jetzt herrschenden Anschauungen der Gegensatz der Geschlechter im Grunde genommen beruht auf einer verschiedenen Konstitution der Keimzellen. Damit ist die Forschung zu einer Ansicht zurückgekehrt, welche schon vor längerer Zeit von einzelnen Forschern mehr geahnt als begründet wurde. So sagt Kramer (1877, S. 169): »Es muß in der Anlage einer Art liegen, gerade die an ihr beobachtete Färbung, Zeichnung u. dgl. an sich zum Vorschein zu bringen.« Geddes-Thomson (1889, S. 22) geben dieser Auffassung einen noch schärferen Ausdruck. »Farbenpracht, überreichliche Entfaltung von Haaren und Federn, die Tätigkeit der Geruchsdrüsen, und selbst die Entwicklung von Waffen werden nicht erklärt und können auch nicht erklärt werden (außer teleologisch) durch geschlechtliche Zuchtwahl, sondern in Ursprung und kontinuierlicher Entwicklung sind sie Äußerungen einer männlichen, bzw. einer ihr entgegengesetzten weiblichen Konstitution. Um dieser These einen paradoxen Ausdruck zu verleihen, so sind alle sekundären Sexualcharaktere im Grunde primäre und sind Äußerungen desselben allgemeinen Körperhabitus, wie der ist, welcher die Bildung männlicher Elemente in dem einen Falle oder weiblicher in dem andern zur Folge hat.«

4. Jäger (1874, S. 132) und Eimer (1889, S. 14 und a. a. O.) vertreten eine männliche Präponderanz in der phyletischen Entwicklung, d. h. das Männchen eilt auf Grund seiner größeren Variabilität dem Weibchen voraus und bezeichnet daher den weiter fortgeschrittenen und daher meist auch morphologisch höheren (Ausnahmen: Zwergmännchen der Rotatoria und Cirripedia) Typus. Schon Darwin (1883, S. 212 ff.) weist an verschiedenen Beispielen nach, daß die Männchen im allgemeinen mehr modifiziert sind als die Weibchen. Die Weibchen verwandter Arten pflegen einander und den Jungen weit mehr zu ähneln, als die Männchen sich gleichen. Diese Regel ist in den letzten Jahrzehnten durch sehr viele Beobachtungen gestützt und auch auf den Menschen ausgedehnt worden. Schwalbe (1898, S. 10) kommt zu dem Schlusse, daß das Weib weniger variiert als der Mann. Es gilt dies für die Maße des Schädels, der Nase, der Ohren, der Hand- und Fußknochen und für gewisse Muskeln. Pearson (1897, nach Referat) hatte das-

haben, welcher auch Unterschiede der Träger der Keimzellen hervorrief, wobei das Mannchen als der aktivere Teil die Führung in der Differenzierung übernahm.

5. Die eben skizzierte Auffassung der Schmuckfarben ist von Wallace (1889, Kap. X) weiter durchgeführt worden. Er glaubt, daß sie besonders bei lebhaften Männchen sich finden, mit Vorliebe im Bereich der Hauptmuskeln und Nerven auftreten und ihre Entstehung einem »Surplus of vitality«, einem Überschub an Lebenskraft, verdanken. Es sind Kraftdokumente, und da durch die natürliche Zuchtwahl stets die stärksten und gesündesten Individuen für die Fortpflanzung reserviert werden, so konnte auf diesem Wege eine allmähliche Steigerung der Ornamente eintreten. In demselben Sinne sagen Eimer und Fickert (1901, S. 11): Die Prachtfarben sind »Kraftfarben, ein Ausdruck besonderer Kraftfülle, eine Folge hervorragenden Saftzuflusses, verteilt unter dem Einfluß der Korrelation«. Das einfachere Kolorit der Weibchen ist nach Wallace in der Regel als eine Schutzfärbung aufzufassen, die fast ausnahmslos bei den Vögeln nur dann durch eine prächtigere, an das Männchen erinnernde Farbung ersetzt wird, wenn das Weibchen beim Bruten nicht sichtbar ist, also in Erdlöchern, Baumhöhlen oder geschlossenen Nestern nistet. Eine Ausnahmestellung nehmen manche große Vögel ein, die sich selbst verteidigen können und in beiden Geschlechtern ziemlich gleich gefärbt sind, wie Raubvogel, Raben, Meeresvögel. Ferner kann das Bedürfnis der Geschlechter, sich leicht wahrzunehmen, zu »Erkennungsfarben«, »recognition-marks« führen, so besonders bei Herdentieren, die bald das Männchen, bald das Weibchen besonders auszeichnen. Eine letzte Kategorie stellen die Warnfarben dar, grelle, häufig mimetische Farben, welche andeuten, daß das Tier besondere Verteidigungswaffen besitzt, oder die das Vorhandensein derselben vorspiegeln. Die mimetischen Farben finden sich überwiegend bei Weibchen, da diese eines größeren Schutzes bedürfen. Wallace sucht also die geschlechtliche Selektion zu eliminieren und alle Farbengegensätze der Geschlechter auf natürliche Zuchtwahl zurückzuführen. Soweit es sich hierbei um Schutzmittel handelt, wird ihm jeder Darwinist recht geben. Fraglich kann nur sein, ob größere Aktivität intensivere Farben zu erzeugen vermag oder nicht, denn daß

finden. Unter den Vögeln sind einige Arten bekannt, z. B. unter den Turniciden, deren Weibchen mehr geschmückt und aggressiver sind als die Männchen, dann aber pflegen auch die Rollen im Brutgeschäft vertauscht zu sein. In einer Anzahl von Fällen kann man die weibliche Präponderanz nicht aus der Lebensweise ableiten: beim afrikanischen Rhinoceros hat das Weibchen viel größere Doppelhörner als das Männchen; bei den Chitonen sind die Ovarien fast genau so gebaut wie die Hoden und durch Verschmelzung sekundär unpaar geworden. Die ursprüngliche Bilateralität läßt sich am Hoden noch an zwei Längsreihen von Gefäßen erkennen, während sie im Ovar zu einer Längsreihe verschmolzen sind.

Jede Weiterentwicklung des einen Geschlechts muß natürlich zu sekundären Sexualcharakteren führen, die demnach überwiegend den männlichen Tieren zufallen werden. Darwin meint (S. 214), die größere Begierde der Männchen habe indirekt zu der viel häufigeren Entwicklung sekundärer Sexualcharaktere geführt als bei Weibchen, und dazu käme als zweite Ursache die größere Variabilität aus uns unbekannten Gründen. Je leidenschaftlicher die Männchen sind, desto mehr werden sie miteinander kämpfen, und es können auf diese Weise zunächst Kampfmittel (Waffen, eventuell auch Gesang) erzeugt werden; weiter setzt sich psychische Erregung in Bewegungen um, Schwellorgane werden mit Blut gefüllt, Federn und bewegliche Körperabschnitte (Schwanz) aufgerichtet und niedergeschlagen. Dadurch wird diesen Organen mehr Blut zugeführt, sie wachsen intensiver und bilden vielleicht auch mehr Pigment. Indem derartige Gebrauchswirkungen erblich wurden und sich im Laufe der Generationen akkumulierten, entstanden die verlängerten Schwanz-, Kopf- und Brustfedern und die beweglichen Lappen am Kopfe und Halse vieler Vögel, wobei sexuelle Selektion häufig in diesen Prozeß mit eingegriffen haben mag. Darwin legt natürlich das Hauptgewicht auf die geschlechtliche Zuchtwahl, aber er hat auch den Lamarckschen Standpunkt vertreten, wie z. B. aus dem Satze (1883, S. 215) hervorgeht: »die bedeutende Kraft des Männchens während der Zeit der Liebe scheint häufig seine Färbung intensiver zu machen«. Als Ausgangspunkt der sexuellen Differenzierung wird man den Gegen-  
satz zwischen der beweglichen Spermie und dem ruhenden Ei anzusehen

Schmuckfarben besitzen, keineswegs aktiver als die ♀. Ich möchte hinzufügen, daß gerade die brillantesten Farben, blau, grün, die Metall- und Schillerfarben, optische Farben sind, also nicht durch die Menge und Farbe des Pigments, sondern durch lamellosen Bau und durch Oberflächenstrukturen zustande kommen, und daß hierauf doch unmöglich der Grad der Beweglichkeit und Erregbarkeit Einfluß haben kann. Es bleibt ferner unverständlich, warum der Überschuß an Kraft und Gesundheit sich bei den Männchen nicht auf alle Organe gleichmäßig verteilt hat, sondern nur auf gewisse Regionen der Körperoberfläche einwirkt. Die Wallacesche Erklärung der Farbenpracht männlicher Tiere durch greater vigour and excitability ist also nicht haltbar, und man ist gezwungen, hierin entweder ausschließlich konstitutionelle Farben zu sehen oder solche, die zwar ihrem ersten Ursprung nach konstitutionell waren, aber durch das Eingreifen der geschlechtlichen Zuchtwahl nach dieser oder jener Richtung weiter entwickelt und so zu biologischen Farben geworden sind. Weitere Bemerkungen gegen die Wallacesche Theorie findet der Leser bei Poulton (1900, Kap. XVI).

6. Wallaces Theorie vom männlichen Kraftüberschuß ist von verschiedenen Forschern in modifizierter Form übernommen worden. So kehrt mehrfach die Ansicht wieder, daß die Menge von Kraft, welche das Weibchen auf die Bildung der Eier und eventuell auf die Brutpflege zu verwenden hat, auf die übrige Organisation einwirkt und dasselbe daran hindert, auf derselben Differenzierungsstufe wie die Männchen zu bleiben oder sich pari passu mit ihnen weiter zu entwickeln. Schon Darwin (1883, S. 215) sagt: »Das Weibchen hat viele organische Substanz auf die Bildung seiner Eier zu verwenden, während das Männchen bedeutende Kraft aufwendet in den heftigen Kampfen mit seinen Nebenbühlern, um Umherwandern beim Aufsuchen des Weibchens, in Anstrengungen seiner Stimme, ... Die bedeutende Kraft des Männchens während der Zeit der Liebe scheint häufig seine Färbung intensiver zu machen, unabhängig von irgend einem auffallenden Unterschiede vom Weibchen.« Reichenau (siehe S. 286) und Lameere (1904, S. 1341) haben ähnliche Gedanken geäußert. Letzterer meint, die längeren Fühler der männlichen Bockkafer fänden ihr Äquivalent bei den Weibchen in der größeren Arbeit, welche

die Männchen fast ausnahmslos lebhafter und beweglicher sind als die Weibchen, kann nicht bestritten werden. Ich habe auch schon oben (bei 4) hervorgehoben, daß bewegliche Anhänge auf diese Weise zu stärkerem Wachstum angeregt werden konnten und sich so verlängerte Federn, Schwellappen und mancherlei Kopfanhänge gebildet haben mögen. Es ist jedenfalls auffallend, daß derartige Bildungen besonders am Kopf, Hals, Schwanz und den Flügeln, also an den vier Körperregionen sich zeigen, welche die beweglichsten sind. Darf man aber annehmen, daß die mit höherer Beweglichkeit stets verbundene stärkere Blutzufuhr auch eine vermehrte Pigmentablagerung zur Folge hat? Dem widerstreitet die allgemeine Beobachtung, daß die Beine der Arthropoden und Wirbeltiere, welche sicherlich die am meisten bewegten Teile sind, sich keineswegs durch relativen Farbenreichtum auszeichnen. Sie sind vorwiegend monoton gefärbt, und dasselbe gilt für die Zunge der Säuger. Auch das Herz, das beweglichste und blutreichste Organ der Tiere, pflegt nicht pigmentreich zu sein. Da leuchtende Farben bei festsitzenden oder sehr langsamen Tieren (Korallen, Actinien, Nemertinen, Nudibranchiern) vorkommen, so ist es klar, daß der Satz: Farbenpracht wird durch hohe Beweglichkeit erzeugt, für die meisten Klassen und Familien nicht zutrifft. Grelle Farben sind offenbar nicht selten konstitutionelle Eigentümlichkeiten, wie sie ja auch oft an inneren Organen beobachtet werden. Sie zeichnen sich dann aber immer durch Eintönigkeit und durch Mangel an Mustern und Zeichnungen aus. G. und E. Peckham (1890), denen wir die beste Kritik der Wallaceschen Theorie verdanken, heben hervor, daß zahlreiche Vögel (die Höhlensbrüter und Verwandte), im ganzen etwa 1200 Arten, also ungefähr  $\frac{1}{10}$  aller Vögel, in beiden Geschlechtern ziemlich gleich gefärbt sind, und daß bei diesen Spezies der Unterschied in der Lebhaftigkeit und Beweglichkeit der Geschlechter doch sicherlich derselbe ist wie bei den übrigen Vögeln. Also hier haben die Weibchen trotz geringerer Beweglichkeit die Farbenpracht der Männchen erhalten. Ebenso sind viele männliche Vögel nicht besonders lebhaft und doch sehr bunt (Hühner, Enten), und sehr gute und ausdauernde Flieger (Raubvögel, Möwen, Albatrosse, Sturmvögel und namentlich Schwalben) können unscheinbar gefärbt sein. Bei den Spinnen sind solche ♂, welche

Stufe gehoben werden können. Aber es entbehrt jeder physiologischen Begründung, wenn man die bizarren Fortsätze der Lamellikornier, die Schmuckfarben und Hautanhänge der Vögel, verlängerte Flossenfaden der Fische und viele andre Bildungen einfach als Folge eines intensiveren Stoffwechsels ausgibt. Eine solche Erklärung ist zu allgemein, um zu befriedigen. Es mag sein, daß ein Körnchen Wahrheit in der Lehre vom männlichen Kraftüberschuß enthalten ist, aber es wird nötig sein, sie in speziellere und damit exaktere Bahnen zu lenken. Sie steht nicht im Gegensatz zur Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, denn sie sucht, wie die Korrelationstheorie, nur den Ursprung der Variationen zu erklären.

Ahnlich steht es mit dem Kennelschen Versuch, die Inferiorität der Weibchen darauf zurückzuführen, daß die Ovarien zuviel Nahrung für sich beanspruchen. Ich glaube nicht, daß mit dieser Auffassung viel gewonnen ist, denn erstens läßt sie sich offenbar nur auf einen ganz kleinen Bruchteil der sekundären Sexualcharaktere anwenden, nämlich auf die auf rudimentärer oder auf primitiver Stufe stehen gebliebenen Organe weiblicher Tiere, zweitens ist nicht einzusehen, warum das Plus von Nahrung, welches dem Ovar zugute kommt, nur einem oder zwei Organen entzogen werden und sich nicht vielmehr auf alle gleichmäßig verteilen sollte. Bei direkt benachbarten Organen ließe sich wohl verstehen, daß das eine kleiner wird, wenn das andre erheblich sich vergroßert, denn man könnte annehmen, daß derselbe Nahrungsstrom beide versorgt. Daß aber durch Vergroßerung des Ovars bloß die am Kopfe, also weit ab sitzenden Fuhler benachteiligt werden sollten und andre Organe nicht, ist nicht an sich verständlich, sondern bedürfte wieder einer Hilfs-hypothese zur Erklärung der geringeren Freßlust eben dieser Fühler.

### Dritte Gruppe: Erklärungen einiger Spezialfälle.

7. Jäger (1874, S. 133) hat zur Erklärung der männlichen Schmuckfarben die Theorie des »Männeropfers« aufgestellt. Die leuchtenden Farben sind bei einzelnen Arten nutzlich und werden deshalb durch die natürliche Zuchtwahl begünstigt, weil sie die Aufmerksamkeit der Feinde auf sich ziehen, wodurch die für die Fortpflanzung wichtigen Weibchen

die Ausbildung der Eier erfordert. Die Hörner der männlichen Lamellikornier sollen sich auf eine kleine Vertiefung mit gezähneltem Rand am Kopf und am Brustschild zurückführen lassen. Ein solches Körbchen findet sich auch bei andern Käferfamilien, die in Mulm oder Erde graben, kann also als eine ursprüngliche Bildung angesehen werden. Der Energieüberschuß der Männchen führte zur Ausbildung jener Zähnchen, die bei den Weibchen klein blieben oder sich rückbildeten. Bei *Geotrupes stercorarius* hingegen, bei dem beide Geschlechter sich um die Nachkommenschaft bemühen, sehen sie auch gleich aus. Bei den Grabwespen erhält nach Fabre die männliche Larve nur halb soviel Nahrung als die weibliche, ein Überschuß an Lebenskraft wird dem Männchen daher nicht mit auf den Weg gegeben, und es ist dem Weibchen sehr ähnlich und häufig sogar kleiner als dieses. Poulton (1890, S. 294, 295) knüpft an die Moseley'sche Entdeckung an, daß bei *Saturnia carpini* ♀ die Fühlerhülsen an der Puppe viel zu groß sind im Vergleich zum Fühler des Schmetterlings. Dieser hatte also früher größere Fühler und befindet sich jetzt im Zustande der Degeneration. Dasselbe folgt aus der Betrachtung der Flügelscheiden an der Puppe für die rudimentären Flügel von *Orgyia*. Aus diesen und ähnlichen Beispielen zieht Kennel (1896) den Schluß, die Weibchen der Schmetterlinge und vieler anderer Tiere repräsentierten allgemein im Vergleich zum Manne einen degenerierten Typus, und diese Inferiorität der Weibchen sei sekundär aus einem ursprünglichen Homomorphismus der Geschlechter entstanden, indem das Ovar das Nährmaterial andern Organen (z. B. den Fühlern, Flügeln) entzogen habe.

Einen gewissen Gegensatz zwischen männlicher und weiblicher Konstitution wird gewiß jeder Zoologe anerkennen, denn er läßt sich durch viele Tatsachen belegen; trotzdem aber scheint es mir unmöglich, den männlichen Kraftüberschuß als morphologisches Erklärungsprinzip anzuerkennen. Die Kräfte eines Organismus beruhen auf seinem Stoffwechsel, und dieser kann unter Umständen zur Aufspeicherung von Fett oder andern Reservestoffen führen, welche eine latente Kraftquelle bilden. Ein regerer Stoffwechsel kann auch zu größerer Beweglichkeit und zu intensiverem Gebrauch der Organe führen, wodurch diese — vom Lamarckschen Standpunkt aus — auf eine höhere

Stufe gehoben werden können. Aber es entbehrt jeder physiologischen Begründung, wenn man die bizarren Fortsätze der Lamellikornier, die Schmuckfarben und Hautanhänge der Vögel, verlängerte Flossensäden der Fische und viele andre Bildungen einfach als Folge eines intensiveren Stoffwechsels ausgibt. Eine solche Erklärung ist zu allgemein, um zu befriedigen. Es mag sein, daß ein Körnchen Wahrheit in der Lehre vom männlichen Kraftüberschuss enthalten ist, aber es wird notig sein, sie in speziellere und damit exaktere Bahnen zu lenken. Sie steht nicht im Gegensatz zur Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, denn sie sucht, wie die Korrelationstheorie, nur den Ursprung der Variationen zu erklären.

Ahnlich steht es mit dem Kennelschen Versuch, die Inferiorität der Weibchen darauf zurückzuführen, daß die Ovarien zuviel Nahrung für sich beanspruchen. Ich glaube nicht, daß mit dieser Auffassung viel gewonnen ist, denn erstens läßt sie sich offenbar nur auf einen ganz kleinen Bruchteil der sekundären Sexualcharaktere anwenden, nämlich auf die auf rudimentärer oder auf primitiver Stufe stehenden gebliebenen Organe weiblicher Tiere, zweitens ist nicht einzusehen, warum das Plus von Nahrung, welches dem Ovar zugute kommt, nur einem oder zwei Organen entzogen werden und sich nicht vielmehr auf alle gleichmäßig verteilen sollte. Bei direkt benachbarten Organen ließe sich wohl verstehen, daß das eine kleiner wird, wenn das andre erheblich sich vergrößert, denn man könnte annehmen, daß derselbe Nahrungsstrom beide versorgt. Daß aber durch Vergrößerung des Ovars bloß die am Kopfe, also weit ab sitzenden Fühler benachteiligt werden sollten und andre Organe nicht, ist nicht an sich verständlich, sondern bedurfte wieder einer Hilfs-hypothese zur Erklärung der geringeren Freßlust eben dieser Fühler.

#### Dritte Gruppe: Erklärungen einiger Spezialfälle.

7. Jäger (1874, S. 133) hat zur Erklärung der männlichen Schmuckfarben die Theorie des »Manneropfers« aufgestellt. Die leuchtenden Farben sind bei einzelnen Arten nutzlich und werden deshalb durch die natürliche Zuchtwahl begünstigt, weil sie die Aufmerksamkeit der Feinde auf sich ziehen, wodurch die für die Fortpflanzung wichtigen Weibchen

die Ausbildung der Eier erfordert. Die Hörner der männlichen Lamellikornier sollen sich auf eine kleine Vertiefung mit gezähneltem Rand am Kopf und am Brustschild zurückführen lassen. Ein solches Körbchen findet sich auch bei andern Käferfamilien, die in Mulm oder Erde graben, kann also als eine ursprüngliche Bildung angesehen werden. Der Energieüberschuß der Männchen führte zur Ausbildung jener Zähnchen, die bei den Weibchen klein blieben oder sich rückbildeten. Bei *Geotrupes stercorarius* hingegen, bei dem beide Geschlechter sich um die Nachkommenschaft bemühen, sehen sie auch gleich aus. Bei den Grabwespen erhält nach Fabre die männliche Larve nur halb soviel Nahrung als die weibliche, ein Überschuß an Lebenskraft wird dem Männchen daher nicht mit auf den Weg gegeben, und es ist dem Weibchen sehr ähnlich und häufig sogar kleiner als dieses. Poulton (1890, S. 294, 295) knüpft an die Moseleysche Entdeckung an, daß bei *Saturnia carpini* ♀ die Fühlerhülsen an der Puppe viel zu groß sind im Vergleich zum Fühler des Schmetterlings. Dieser hatte also früher größere Fühler und befindet sich jetzt im Zustande der Degeneration. Dasselbe folgt aus der Betrachtung der Flügelscheiden an der Puppe für die rudimentären Flügel von *Orgyia*. Aus diesen und ähnlichen Beispielen zieht Kennel (1896) den Schluß, die Weibchen der Schmetterlinge und vieler anderer Tiere repräsentierten allgemein im Vergleich zum Manne einen degenerierten Typus, und diese Inferiorität der Weibchen sei sekundär aus einem ursprünglichen Homomorphismus der Geschlechter entstanden, indem das Ovar das Nährmaterial andern Organen (z. B. den Fühlern, Flügeln) entzogen habe.

Einen gewissen Gegensatz zwischen männlicher und weiblicher Konstitution wird gewiß jeder Zoologe anerkennen, denn er läßt sich durch viele Tatsachen belegen; trotzdem aber scheint es mir unmöglich, den männlichen Kraftüberschuß als morphologisches Erklärungsprinzip anzuerkennen. Die Kräfte eines Organismus beruhen auf seinem Stoffwechsel, und dieser kann unter Umständen zur Aufspeicherung von Fett oder andern Reservestoffen führen, welche eine latente Kraftquelle bilden. Ein regerer Stoffwechsel kann auch zu größerer Beweglichkeit und zu intensiverem Gebrauch der Organe führen, wodurch diese — vom Lamarckschen Standpunkt aus — auf eine höhere

Stufe gehoben werden können. Aber es entbehrt jeder physiologischen Begründung, wenn man die bizarren Fortsätze der Lamelli-kornier, die Schmuckfarben und Hautanhänge der Vögel, verlängerte Flossensäden der Fische und viele andre Bildungen einfach als Folge eines intensiveren Stoffwechsels ausgibt. Eine solche Erklärung ist zu allgemein, um zu befriedigen. Es mag sein, daß ein Körnchen Wahrheit in der Lehre vom männlichen Kraftuberschuß enthalten ist, aber es wird nötig sein, sie in speziellere und damit exaktere Bahnen zu lenken. Sie steht nicht im Gegensatz zur Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl, denn sie sucht, wie die Korrelationstheorie, nur den Ursprung der Variationen zu erklären.

Ahnlich steht es mit dem Kennelschen Versuch, die Inferiorität der Weibchen darauf zurückzuführen, daß die Ovarien zuviel Nahrung für sich beanspruchen. Ich glaube nicht, daß mit dieser Auffassung viel gewonnen ist, denn erstens läßt sie sich offenbar nur auf einen ganz kleinen Bruchteil der sekundären Sexualcharaktere anwenden, nämlich auf die auf rudimentärer oder auf primitiver Stufe stehen gebliebenen Organe weiblicher Tiere, zweitens ist nicht einzusehen, warum das Plus von Nahrung, welches dem Ovar zugute kommt, nur einem oder zwei Organen entzogen werden und sich nicht vielmehr auf alle gleichmäßig verteilen sollte. Bei direkt benachbarten Organen ließe sich wohl verstehen, daß das eine kleiner wird, wenn das andre erheblich sich vergrößert, denn man könnte annehmen, daß derselbe Nahrungsstrom beide versorgt. Daß aber durch Vergrößerung des Ovars bloß die am Kopfe, also weit ab sitzenden Fühler benachteiligt werden sollten und andre Organe nicht, ist nicht an sich verständlich, sondern bedurfte wieder einer Hilfs-hypothese zur Erklärung der geringeren Freßlust eben dieser Fühler.

### Dritte Gruppe: Erklärungen einiger Spezialfälle.

7. Jäger (1874, S. 133) hat zur Erklärung der männlichen Schmuckfarben die Theorie des »Männeropfers« aufgestellt. Die leuchtenden Farben sind bei einzelnen Arten nützlich und werden deshalb durch die natürliche Zuchtwahl begünstigt, weil sie die Aufmerksamkeit der Feinde auf sich ziehen, wodurch die für die Fortpflanzung wichtigen Weibchen

indirekt geschützt werden. Das Weibchen ist an sich durch die Sorge um die Nachkommenenschaft mehr Gefahren ausgesetzt als das Männchen und bedarf daher eines erhöhten Schutzes (Schutzfärbungen). Wenn nun nicht durch irgend ein Mittel die Zahl der Männchen herabgesetzt wird, so tritt eine Überproduktion derselben ein, und das Gleichgewicht der Geschlechter wird gestört. Jäger sieht in dem »Hochzeitskleid« der Männchen daher ein direktes Schutzmittel der Weibchen, welches gerade dann auftritt, wenn das Schutzbedürfnis am größten ist. Elf Jahre später ist Stolzmann (1885) zu genau denselben Anschauungen gelangt, und zwar offenbar ohne Kenntnis der Jägerschen Schrift, er sieht jedoch die Überzahl der Männchen als feststehende Tatsache an, wodurch die Weibchen eines Teiles der Nahrung verlustig gehen und auch unnötigerweise belästigt werden, namentlich von den »Junggesellen« (die mâles célibataires sont comme des parasites). Die natürliche Zuchtwahl sucht diesen Übelstand zu beseitigen durch die Kämpfe der Männchen untereinander und durch die Schmuckfarben, welche die Raubvögel anziehen. Der Gedankengang dieser Forscher befriedigt wenig, denn dadurch, daß die Männchen den Beutetieren zum Opfer fallen, erwächst den Weibchen noch kein Schutz, und ebensowenig ist eine geringe Überzahl von Männchen für die Erhaltung der Art eine Gefahr. Stolzmann geht außerdem vielfach zu weit. Wenn er z. B. meint, die Schutzfärbung der Weibchen sei ein Mittel, um die schon begatteten Individuen vor überflüssigen Belästigungen zu sichern, so kann ihm jeder Stockentenerpel, der die eigne Gattin verläßt und auf Liebesabenteuer auszieht, beweisen, daß dieses Mittel nicht genügt.

Endlich hat Knatz (1891) die Rückbildung oder den Schwund der Flügel bei weiblichen Schmetterlingen (Fig. 78) durch ungünstige äußere Einflüsse (Kälte, Feuchtigkeit), welche die Raupe oder die Puppe wiederholt trafen, zu erklären versucht. Solche Deformitäten konnten sich von den Männchen aus nicht vererben, denn wenn diese flugunfähig wurden, so gelangten sie nicht zur Fortpflanzung. Die natürliche Zuchtwahl sorgte dafür, daß nur gut fliegende Männchen sich mit Weibchen paarten. Bei den Weibchen hingegen konnten sie auf die folgenden Generationen übertragen werden. Gegen diese Auffassung hat Kennel (1896, S. 12, 13) mit Recht eingewandt, daß die ungünstigen Faktoren

sich schwerlich von Jahr zu Jahr so regelmäßig wiederholt haben werden, daß eine allmähliche Steigerung dieser Mutation, also eine progressive Rückbildung des Flügels eintrat<sup>1</sup>, und daß damit auch noch nicht erklärt sei, warum die Flügelverkümmерung nicht von den Weibchen auf die Männchen übertragen wurde, da eine geschlechtsabhängige Vererbung doch nur für sekundäre Sexualcharaktere, die von den Geschlechtsorganen ausgelöst werden, aber nicht für andre neu auftretende Eigenschaften gilt. Dieses letztere Bedenken halte ich nicht für gerechtfertigt und würde es nicht gegen Knatz äußern, denn die stummelflügeligen Weibchen werden sicherlich anfangs neben ebensolchen Männchen auch geflügelte erzeugen, und wenn diese allein sich fortpflanzen, so ist dadurch ein Gegengewicht geschaffen gegen die Übertragung der Rudimentation auf das männliche Geschlecht. Der erste Einwand genügt auch vollständig, zumal im Hinblick auf die so viel näher liegende Annahme, daß eine primäre Vergrößerung des Ovars die Tiere schwerfällig machte und vom Fliegen abhielt, was sekundär eine Inaktivitätsatrophie der Flugelmuskeln veranlaßte. Diese wirkte auf das Keimplasma ein und veranlaßte eine Rückbildung aller Flugeldeterminanten (vgl. § 366).

---

Zusammenfassung bezüglich der Entstehung der sekundären Sexualmerkmale und allgemeine Schlußfolgerungen: Ein Rückblick auf die besprochenen Theorien lehrt, daß die Entstehung der sekundären Geschlechtscharaktere ein in vieler Hinsicht dunkles Gebiet ist. Eine nicht geringe Zahl läßt sich auf natürliche Zuchtwahl zurückführen, andre als Wirkungen vermehrten Gebrauchs bzw. Nichtgebrauchs und verschiedener Lebensweise deuten. Die sexuelle Zuchtwahl bietet eine genugende Erklärung für die Waffen der Männchen und auch für die Erregungsorgane, da anzunehmen ist, daß immer diejenigen Männchen die Sprödigkeit der Weibchen am leichtesten überwinden, welche sie am stärksten durch Farben, Tone, Gerüche u. dgl. erregen. Darwins Theorie der sexuellen Zuchtwahl besteht also in der Hauptsache noch jetzt zu Recht und erklärt uns die phyletische Weiterentwicklung der

---

<sup>1</sup> Vorausgesetzt, daß sie auf diesem Wege überhaupt möglich war.

sekundären Geschlechtsmerkmale, wobei die Variabilität derselben vorausgesetzt wird. Um die Ursachen dieser Variationen aufzudecken, sind verschiedene Theorien aufgestellt worden. Die Ansicht von Wallace, daß sie auf einem Überschuß von Lebenskraft beruhen, kann als widerlegt angesehen werden. Die Vererbungsstudien haben den Fortschritt gebracht, daß die primären und sekundären Merkmale auf Erbsfaktoren beruhen, die in jedem Geschlecht gekoppelt sind und daher als Regel zusammen äußerlich sich bemerkbar machen. Der Ursprung dieser Faktoren bleibt noch aufzuklären. So viel aber ist sicher, daß der Gegensatz der Geschlechter schon in der Konstitution der befruchteten Keimzelle begründet ist, welche männlich oder weiblich veranlagt ist. Damit die Erbsfaktoren wirken können, müssen bei Wirbeltieren noch ein oder mehrere die ontogenetische Entwicklung der sekundären Merkmale fördernde Reize hinzukommen, welche von der Zwischensubstanz der Gonade und von andern innersekretorischen Organen (Hypophyse, Schilddrüse, Thymus) auszugehen scheinen, und in jedem Geschlecht einen spezifischen Charakter haben. Bei den Insekten fehlt eine solche Korrelation mit den Keimdrüsen. Kastration kann daher bei Wirbeltieren einen Ausfall der sekundären Merkmale herbeiführen, bei Insekten jedoch nicht. Die sekundären Charaktere zeigen eine bestimmte phyletische Entwicklungstendenz. Sie treten zuerst bei dem einen Geschlecht, meist beim Männchen, auf und werden allmählich auf das andre Geschlecht übertragen, bis sie schließlich bei beiden gleich ausgebildet und damit zu Artmerkmalen geworden sind. Dieser Prozeß kann aufgefaßt werden als eine allmähliche Aufhebung der Korrelationen. Durch den Befruchtungsprozeß werden alle Erbsfaktoren der primären und sekundären Merkmale beider Geschlechter in einer Eizelle vereinigt (doppeltgeschlechtliche Veranlagung). Welche von ihnen zur Entfaltung kommen, hängt ab von den korrelativen Reizen. Der erste Reiz geht aus von den *X*-Chromosomen und bestimmt die männliche oder weibliche Natur des Eies; diese Beziehung ist wohl stets vorhanden. Dazu kommen dann auf späterer ontogenetischer Stufe die Reize der innersekretorischen Organe, welche im Laufe der Phylogenie ausgeschaltet werden. Bei den Insekten ist dies bezüglich der Gonade schon geschehen, und die Erscheinung des Gynandromorphismus bei Wirbeltieren und

Insekten lehrt ebenfalls, daß die normalen Korrelationen aufgehoben werden können. Die Erbsfaktoren der primären und sekundären Merkmale werden also im Laufe der Phylogenie immer selbständiger, was schließlich dazu führen muß, daß aus getrennt geschlechtlichen Tieren Zwitter werden. Diese Tendenz macht sich im Tierreich bei sehr verschiedenen Gruppen in gleicher Weise geltend, sowohl bei niederen Tieren, welche noch keine sekundären Merkmale besitzen (Turbellarien, Cestoden, Oligochäten, parasitische Asseln, Cirripedien, Opisthobranchier, Pulmonaten, Myxine usw.), wie auch bei gynandromorphen Insekten und Wirbeltieren. Variationen nach dieser Richtung treten in allen Abteilungen des Tierreichs auf, und sobald sie einen Vorteil bedeuten, bemächtigt sich die natürliche Zuchtwahl derselben und verwandelt die getrennt geschlechtlichen Arten in Zwitter.

## 2. Roux' Theorie vom züchtenden Kampf der Teile im Organismus.

(Intralkampf. — Intraselektion, Histonalselektion von Weismann. — Zellularselektion von Haeckel. — Selection organique von Delage.)

In seiner epochemachenden Abhandlung über den Kampf der Teile im Organismus sucht Roux (1881) das Problem zu lösen, woher die innere Zweckmäßigkeit der Lebewesen stammt. Fast alle Organismen sind nicht nur durch äußere Anpassungen für ihre Existenzbedingungen eingerichtet, sondern auch ihre inneren Organe zeigen in unverkennbarer Weise eine den Funktionen entsprechende zweckmäßige Anordnung oder Struktur der Teile. Die Spongiosa der Knochen (Fig. 1) ist z. B. nach den Linien des stärksten Druckes und Zuges angeordnet, und in unendlich vielen hohlen Organen sind die Muskeln oder Bindegewebsfibrillen der Wandung nicht wirr durcheinander angeordnet, sondern verteilen sich regelmäßig auf Längs- und Querschichten. Andre Beispiele für diese Struktur- oder innere Zweckmäßigkeit findet der Leser auf S. 14. Roux meint, diese inneren Zweckmäßigkeiten ließen sich nicht durch Personalselektion nach dem Prinzip der natürlichen Zuchtwahl erklären, denn die kleinen hierbei möglichen individuellen

duellen Unterschiede — ob z. B. ein Tier einige Knochenbälkchen mehr oder weniger habe — könnten nicht Selektionswert besitzen. Hier sei ein neues Erklärungsprinzip vorausgesetzt, welches der natürlichen Selektion zu Hilfe komme, und er findet dieses in dem Intralkampfe, den sämtliche Teile eines Organismus untereinander führen. Es soll nach Roux ein beständiger Kampf um Nahrung, funktionelle Reize und Raum zwischen den Molekülen, d. h. den kleinsten biologischen Einheiten einer Zelle, zwischen den Zellen eines Gewebes und im gewissen Grade auch zwischen den Geweben eines Organs und zwischen verschiedenen Organen stattfinden. In diesem Kampfe siegen die für den jeweiligen Reiz best-qualifizierten Elemente, die übrigen werden zurückgedrängt oder vernichtet, und das Resultat desselben ist eine von der Personalselektion ganz unabhängige Züchtung zweckmäßiger Strukturen. Die Organismen erhalten auf diese Weise die wunderbare Fähigkeit »der direkten funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen«, sie besitzen in sich das Mittel zur Vervollkommenung ihrer Organe. Damit der Leser deutlich den Gedankengang Roux' erkennt, lasse ich hier seine eignen Worte aus einer seiner jüngsten Publikationen (1902, S. 638, 639) folgen: »Die Ableitung der funktionellen Struktur beruht, um hier nur das leichtest darzustellende Beispiel zu reproduzieren; beim Knochen darauf, daß der funktionelle Reiz des Gewebes (Druck, even-tuell Zug) sich an bestimmten, von der Lage der Druckaufnahme- und -Abgabefläche abhängigen Stellen und dadurch zugleich in bestimmten sogenannten trajektoriellen Richtungen am stärksten fortpflanzt. Wo nun die Knochenbälkchen diese Richtung nicht haben, werden sie nach meiner Darlegung an denjenigen Seiten, wo es an in den Druckrichtungen gelegener Knochensubstanz fehlt, am stärksten gedrückt; infolgedessen wird gerade an diesen Stellen durch Reizung der Osteoblasten Knochen angebildet, bis so viel vorhanden ist, daß die Fortleitung des Druckes bzw. des Zuges in den Richtungen stärkster Wirkung, den Trajektorien, erfolgt. In demselben Maße als letzteres geschieht, wird die auf der entgegengesetzten Seite des Bälkchens außerhalb dieser Richtung ihm angefügte Knochensubstanz nicht bzw. nicht mehr genügend gedrückt, und da ihr der erhaltungsfähigmachende Reiz fehlt, verfällt sie der Inaktivitätsatrophie (sie wird von Osteoblasten aufgefressen). Dadurch,

daß also auf der funktionell stärker beanspruchten Seite der Bälkchen Knochensubstanz angebildet wird, wird die auf der andern Seite gelegene Knochensubstanz entlastet und damit in ihrer Selbsterhaltungsfähigkeit geschädigt. Es findet also eine Konkurrenz, und zwar um den ‚funktionalen Reiz‘ statt. Die Schemata der Fig. 72 (nach Roux) werden das Gesagte erläutern: bei *a* steht ein Knochenbälkchen schief zur Druckrichtung, so daß sich bei + der Druck am stärksten fühlbar macht; daher wird hier neue Substanz angelagert (*b*) und indem bei — die schwächer gereizten Zelle n<sup>d</sup>egenerieren, entsteht rein mechanisch der angepaßte Zustand *c*.

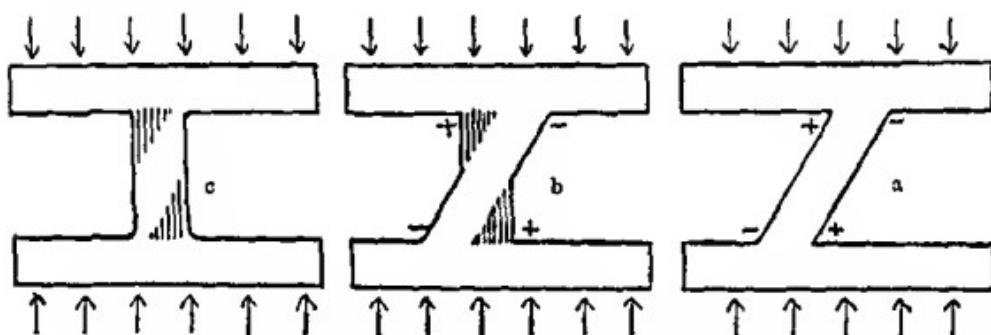


Fig. 72. Schema der funktionellen Anpassung der Knochenbalkchen, nach Roux.

Neuerdings erinnert Roux (1912, S 174) daran, daß der Kampf der Teile nicht bei der Erklärung des einzelnen Anpassungsgeschehens in der Ontogenie heranzuziehen sei, sondern nur phyletische Bedeutung habe und zwar durch Züchtung derjenigen Gewebsqualität, welche durch den funktionellen Reiz trophisch erregt wird. Der Kampf der Teile muß sich aber zunächst in den einzelnen Individuen abgespielt haben; erst als sein Resultat erblich geworden war, erlangte er phyletische Bedeutung. Man wird also stets von den Vorgängen im einzelnen Individuum auszugehen haben. Wenn in einem Organe, z. B. der Unterhaut, drei verschiedene Gewebearten in gleichem Verhältnis liegen und durch einen Reiz, welcher mit der Annahme einer neuen Gewohnheit verbunden ist, eine Sorte das Übergewicht gewinnt, so braucht diese Veränderung keine Anpassung zu sein, sondern sie kann ebenso gut indifferent oder gar schädlich sein. Da immer nur wenige Wege zur Ver-

besserung, aber viele zu gleichgültiger oder schlechter Veränderung offen stehen, spricht die Wahrscheinlichkeit mehr für letztere Möglichkeiten. Ich halte daher mit Driesch, Wolff und Delage die Rouxsche Lehre vom Kampf der Teile für irrig, soweit sie beansprucht, die inneren Anpassungen ganz allgemein zu erklären; ihre Bedeutung liegt vielmehr darin, daß Roux gleichzeitig eine eingehende Analyse der allbekannten Tatsache gegeben hat, daß Gebrauch (Reiz) stärkt und Nichtgebrauch schwächt. Er hat sich das große Verdienst erworben, die außerordentliche Tragweite dieser Elementareigenschaft der Organismen für die Bildung neuer Formen und zweckmäßiger Strukturen ausführlich dargelegt zu haben. Ihm verdanken wir die beste Zusammenstellung aller derjenigen Beobachtungen, welche\* nur den einen Schluß zulassen, daß die funktionellen Reize eine trophische Wirkung ausüben, d. h. daß fast jedes noch veränderungsfähige Organ durch die andauernde Betätigung seiner Funktion angeregt wird zu stärkerer Ernährung und Vermehrung seiner Elementarteile, und daß hieraus häufig eine erhöhte Leistungsfähigkeit resultiert (großes Herz der Rennpferde; starke Muskeln des Athleten; Vermehrung der glatten Muskeln vor pathologischen Verengerungen des Schlundes, des Pylorus, der Urethra; vergrößerte Leber der überfütterten Gänse; vergrößerte Niere der einen Seite, wenn die andre erkrankt ist; die Tast-, Geruchs- und Geschmacksorgane von *Gammarus fluviatilis* vergrößerten sich bedeutend, als Viré die Tiere in den Pariser Katakomben in völlige Dunkelheit brachte).

Dieses »Gesetz der funktionellen Anpassung« (Roux 1880) zeigt sich nicht gleichmäßig an allen Teilen eines Organs, sondern nur an denjenigen Stellen, welche stärker gebraucht oder dem Gebrauch entzogen werden. Die Wirkungen sind also dimensional begrenzt und führen dadurch nicht bloß zur Veränderung der inneren Struktur, sondern auch der äußeren Gestalt. Z. B. erhält ein Knochen einen Fortsatz an der Anheftungsstelle eines Muskels. Dieses Gesetz läßt sich selbstverständlich nicht anwenden auf solche Organe, welche die Fähigkeit des Wachstums oder der Regeneration verloren haben, wie z. B. die Flügel und Extremitäten der ausgebildeten Insekten. Auch die Zähne mit Ausnahme der permanent wachsenden Nagezähne und die Krallen werden bei den Säugern durch andauernden Gebrauch höchstens schlechter, und

die meisten Sinnesorgane werden durch Übung nicht in ihren perzipierenden Elementen, sondern, wie es scheint, nur in ihren Leitungsbahnen verbessert. Die Dicke der Nerven nimmt in einem vielgeübten Muskel nicht zu (Grober 1908). Jede Übung hat eine gewisse Abnutzung im Gefolge, die bei Übermüdung größer ist als die erzielte Steigerung der Leistungsfähigkeit. Ferner kann die trophische Reizbarkeit in einzelnen Fällen zu Hypertrophien und damit zu unzweckmäßigen Bildungen führen. Das Herz der Sauger und des Menschen wird bei normaler Tätigkeit im Laufe der Jahre höchstens schwächer und reagiert dann auf Überanstrengung mit einer unzweckmäßigen Herzverengerung.

Ich bestreite also nicht, daß es trophische Reize gibt und leugne ebensowenig, daß ein Intralkampf häufig bis zu einem gewissen Grade stattfindet<sup>1</sup>, namentlich bei beweglichen Zellen (Leukozyten, Chromatophoren<sup>2</sup>, Spermatozoen<sup>3</sup> und bei Regeneraten<sup>4</sup>), sondern die folgenden Bemerkungen sollen nur zeigen, daß

<sup>1</sup> Roux (1902, S. 642) erwähnt folgendes Beispiel: Wenn Frauen zulange stillen, ohne geeignete Nahrung zu erhalten, so bleiben die neu gebildeten Knochen kalklos und weich, weil die Milchdrüsen den Kalkgehalt des Blutes vorwegnehmen und für die Knochen nicht genug übrig bleibt.

<sup>2</sup> Wie Kammerer gezeigt hat, wird der Feuersalamander auf gelbem Untergrund ungewöhnlich gelb, auf schwarzem besonders schwarz, indem die entsprechenden Farbzellen sich starker entwickeln und die andern verdrangen.

<sup>3</sup> Wenn z. B. bei Saugern die Befruchtung hinten in den Ovidukten oder sogar, wie die Extrauterinschwangerschaften vermuten lassen, auf der Eierstocksfirmarie stattfindet, so werden nur die lebenskraftigsten Samenfäden so weit vordringen. Hier liegt eine ähnliche Anpassung wie in dem Hochzeitsfluge der sozialen Insekten, der dazu dient, nur ein sehr leistungsfähiges Mannchen zur Begattung zuzulassen. Lang (1904, S. 503) fand, daß, wenn eine *Helix hortensis* zuerst von einer *hortensis* begattet wird und nachher von einer *nemoralis*, die nach der zweiten Kopula abgelegten Eier trotzdem von dem zuerst aufgenommenen Sperma der eignen Art befruchtet werden, welches also dem fremden Sperma überlegen ist.

<sup>4</sup> Tornier (1906a) hat gezeigt, daß in der regenerierenden Schwanzspitze von *Triton cristatus* die verschiedenen Gewebe sehr verschieden rasch wachsen, wenn so operiert wird, daß der Schwanzkern (Wirbelsäule und Muskulatur) von einem schnell verheilenden Hautlappen überragt wird.

erstens das Gesetz der funktionellen Anpassung nicht durch den Intralkampf erklärt wird. Beide Erscheinungen: die trophische Reizbarkeit und der Kampf der Teile sind ganz unabhängig voneinander;

zweitens der Intralkampf sehr oft schädliche Folgen hat (s. Anm. 1 und 4 der vorigen Seite). Wenn er auch gelegentlich eine Anpassung bewirkt, so kann er doch nicht als ein allgemeines Erklärungsprinzip der inneren Zweckmäßigkeit angesehen werden, sondern diese entstehen, wie die äußeren Anpassungen durch natürliche Zuchtwahl<sup>1</sup>.

Zu diesem Zweck weise ich auf folgende Punkte hin:

I. Wie Wolff (1898, S. 64, Anm.) schon mit Recht hervorgehoben hat, ist es unmöglich, »innere« Anpassungen in einen scharfen Gegensatz zu »äußerem« zu stellen. Sie unterscheiden sich nur

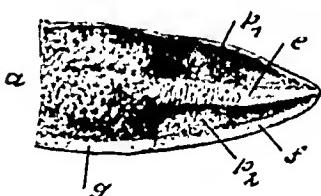
Am raschesten wächst die Wirbelsäule (Fig. 73, e) und dehnt dabei passiv die Hautspitze aus und reizt sie hierdurch zu interkalarem Längenwachstum. In die hierbei entstehenden Hohlräume ( $p_1$ ,  $p_2$ ) über und unter der Wirbelsäule dringt dann das hyaline Bindegewebe ein. Verheilen die Hautlappen

sehr rasch, so resultiert ein ganz kurzer Schwanz, weil die Haut bald so erstarrt, daß sie sich nicht mehr dehnen läßt und dann das Wachstum der Wirbelsäule hemmt. Ähnliche Beobachtungen machte Tornier (1906 b) an dem Schwanzregenerat von *Pelobates fuscus*. In solchen Fällen beeinflussen sich die Gewebe dank ihrer verschiedenen Wachstumsintensitäten, wobei das am schnellsten wachsende Gewebe entweder den andern den Raum weg nimmt und sie dadurch behindert, oder indem es einen günstigen Reiz

Fig. 73. Verheilte Schwanzspitze von *Triton cristatus* nach Tornier 1906 a, S. 352.

ausübt und sie zu weiterem Wachstum antreibt. Während man im letzteren Fall unmöglich von einem »Kampf« reden kann, ist dieser Ausdruck im ersten berechtigt. Ganz klar aber ist, daß in diesen Fällen die Wechselwirkung der Gewebe nicht züchtet, d. h. alles Minderwertige unterdrückt und nur das physiologisch Leistungsfähige hervorkehrt. Im Gegenteil sind krüppelhafte Regenerate, z. B. kurze Dauerschwänze, sehr häufig. Ebenso liegt keine Anpassung vor, wenn nach einer Verletzung das rascher wachsende Bindegewebe die Stelle von Muskeln einnimmt und eine Narbe erzeugt, oder wenn das Gewebe eines bösartigen Tumors in andre Gewebe hineinwächst und sie zerstört.

<sup>1</sup> Ähnlich urteilt auch E. v. Hartmann (1903).



dadurch, daß die ersteren in mehr indirekter Beziehung zu den Existenzbedingungen stehen. Außerdem kann dasselbe Organ, z. B. eine Kralle, eine äußere Zweckmaßigkeit zeigen, indem sie etwa besonders gut zum Aufreißen trockenen Bodens eingerichtet ist, und gleichzeitig innerlich, in ihrer Struktur zweckmäßig konstruiert sein. Wenn die natürliche Zuchtwahl imstande ist, äußere Anpassungen zu züchten, z. B. das Haarkleid eines Säugers immer dichter zu machen zum Schutze gegen die Kälte, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht auch die Zahl der Knochenbalken zu vermehren oder, wenn es von Vorteil ist, an gewissen Stellen zu vermindern befähigt sein sollte. Roux befindet sich in einem prinzipiellen Irrtum, wenn er die Tragweite der natürlichen Selektion auf die äußeren Anpassungen beschränken will. Wenn eine Rasse eines Saugers schwere kompakte Knochen, eine andre leichte mit viel Markraum bildet, so kann die Beweglichkeit der ersteren dadurch so viel geringer sein, daß sie unterliegt, und so können fort und fort immier feinere Unterschiede von vitaler Bedeutung werden, wenn nur der Kampf ums Dasein entsprechend scharf ist. Die äußere Leistungsfähigkeit eines Tieres hängt so sehr von dem Bau der inneren Organe ab, daß die Zuchtwahl ebensogut auf diese wie auf äußere Anpassungen einzuwirken vermag. Das Prinzip des Intralkampfes ist daher keineswegs notwendig. Es wäre jedoch möglich, daß der Kampf der Teile mit der natürlichen Selektion kooperierte, daß beide in demselben Sinne wirkten. Wir werden daher zu untersuchen haben, welche Wirkungen der Intralkampf eventuell haben könnte.

2. Die Fähigkeit, trophisch reizbar zu sein, ist eine Elementareigenschaft der Organismen, wie die Fähigkeit zu assimilieren, zu empfinden und zu atmen. Sie wird durch den Intralkampf nicht erklärt, sie ist überhaupt zurzeit unerklärbar<sup>1</sup>, es sei denn, daß man annehmen will, sie sei von den primitivsten Protozoen allmählich durch Personalauslese geziichtet worden. Aber dies wäre

<sup>1</sup> Weigert (zit. nach Grober, Nat. Wochschr. 1913, S. 193) nimmt in den Organen wachstumshemmende Substanzen an, welche durch Gebrauch aufgezehrt werden, worauf das Wachstum einsetzt. Dann durfte ein Ei, bei dem doch von Gebrauch oder Übung noch nicht die Rede sein kann, überhaupt nicht wachsen.

natürlich keine Erklärung ihres Ursprungs, sondern es wäre damit nur gesagt, weshalb sie sich jetzt bei allen Individuen vorfindet und wodurch sie eventuell gesteigert worden ist. Roux gibt auch zu, daß er von der funktionellen Anpassungsfähigkeit als einer zwar in ihrer Existenz sicher nachgewiesenen, aber nicht erklärten Tatsache ausgeht. Seine Nachfolger vergessen aber diesen Punkt vielfach und stellen es so dar, als ob die eminent nützliche Eigenschaft, durch Übung an Kraft und Substanz zu gewinnen, eine Folge des Kampfes der Teile sei, der, wie alle übrigen inneren Zweckmäßigkeit, so auch diese erzeugt habe. Ebensowenig besitzen wir eine Erklärung der Inaktivitätsatrophie, denn wenn Roux (S. 81) sagt, der funktionelle Reiz wird schließlich zu einem unentbehrlichen Lebensfaktor, so ist dies nur eine Umschreibung der Tatsachen. Wenn ein andauernder Reiz eine Zelle zum Wachstum anregt, so folgt daraus noch nicht, daß beim Fortfall des Reizes nun eine Rückbildung der Zelle eintreten muß. Sie könnte ja auf Grund ihrer Assimilationskraft auf der einmal erreichten Stufe stehen bleiben. Sagt man: die aktive Zelle zieht mehr Nahrung an sich und zwingt dadurch die ruhende zur Unterernährung, so vergißt man erstens, daß Rückbildungen sehr oft bei einem Überschuß von Nahrung, wie er sich in reichlicher Fettbildung dokumentiert, stattfinden und zweitens, daß wir nicht verstehen, warum eine Zelle nicht nach dem Gesetz der Energieerhaltung genau so viel Material assimiliert, als sie verbraucht, sondern bei Tätigkeit mit Überbilanz, bei Ruhe mit Unterbilanz arbeitet. Diesem Problem steht der »Intralkampf« machtlos gegenüber.

3. In der Ontogenie spielt der Intralkampf keine Rolle. Die Furchung und Embryonalentwicklung wird unter normalen Verhältnissen vollständig beherrscht von der Vererbung unter ganz bestimmter wechselseitiger Beeinflussung der entstehenden Organe; so daß für den Kampf der Teile nichts mehr zu tun übrig bleibt. Es findet eine friedliche und gesetzmäßige Abspaltung der einzelnen Zellen und eine Trennung derselben nach ihren verschiedenen Qualitäten statt, und es erhalten nicht die stärksten Zellen alle und die schwächsten gar keine Nahrung, sondern jede empfängt so viel, wie sie zu ihrem Wachstum nötig hat. In einer Blastula von 32 Zellen entscheidet nicht die Nahrungsgier der einzelnen Zellen, welche stärker und welche schwächer

wachsen, welche rascher und welche langsamer sich teilen soll, so für jede Spezies besteht ein bestimmtes Wachstumsgesetz. Würde Freßgier der Furchungszellen über die Weiterentwicklung entschieden so müßten in kurzer Zeit einige wenige, besonders assimilationsfähige Zellen die Oberhand gewinnen, und damit würden nur einige Qual erhalten bleiben; eine eigentliche Differenzierung in Tausende von verschiedenen Zellensorten wäre nicht möglich. Martini (Z. f. wiss. 102, 1912, S. 631), welcher die Konstanz der histologischen Eier bei den Individuen einer Art studiert hat, findet bei dem Rad *Hydatina senta* »unter 959 Zellen (oder besser Kernen) des Tieres eine, die beliebig fehlen könnte oder sich manchmal wesentlich als sonst verhielte. Sie liegen stets alle hubsch an dem ihnen gleichen Platz mit ihrer typischen Form, Bau und Funktion« (als spricht er sich aus ebd. 91, 1908, S. 209). Wird ein Ei angestochen geschüttelt und auf diese Weise ein Teil seines Dotters entfernt, so steht dennoch in fast allen Fällen ein normaler, wenngleich kleiner Embryo. Nach der Rouxschen Theorie sollte man dieses Resultat nicht erwarten, denn der Intralkampf müßte sich nach der Elimination eines Teiles der kampfenden Moleküle in anderer Form abspielen. Und Dreiviertelembryonen würden sich hingegen schon eher versprengen.

Der gleiche Schluß muß aus der bekannten Tatsache gezogen werden, daß, wenn man Larven und überhaupt jugendliche Tiere hungern, nur kleine Geschopfe resultieren, aber nicht deformierte. Weißt hat Maden der Schmeißfliege möglichst wenig ernährt, so daß das botene Nahrungsquantum nur eben ausreichte, um die Tiere vor Verhungern zu bewahren. Trotzdem blieben alle Organe in dem relativsten Verhältnis; nur die absolute Größe nahm ab, aber kein Teil aus oder wurde rudimentär, wie es sein mußte, wenn ein innerer Kampf der Teile stattfande. Dieselbe Erscheinung des Zwergwuchs bei Unterernährung kennt man von vielen Tieren, namentlich Käfern und Hymenopteren, und auch von Pflanzen. Durch Hunger können niedere Tiere zuweilen zu »Involutionen« gezwungen werden, zu einer Rückkehr zu embryonalen Zuständen (eine *Hydra* wird planulaartig, eine Planarie bildet die Kopulationsorgane zurück),

natürlich keine Erklärung ihres Ursprungs, sondern es wäre damit nur gesagt, weshalb sie sich jetzt bei allen Individuen vorfindet und wodurch sie eventuell gesteigert worden ist. Roux gibt auch zu, daß er von der funktionellen Anpassungsfähigkeit als einer zwar in ihrer Existenz sicher nachgewiesenen, aber nicht erklärten Tatsache ausgeht. Seine Nachfolger vergessen aber diesen Punkt vielfach und stellen es so dar, als ob die eminent nützliche Eigenschaft, durch Übung an Kraft und Substanz zu gewinnen, eine Folge des Kampfes der Teile sei, der, wie alle übrigen inneren Zweckmäßigkeitkeiten, so auch diese erzeugt habe. Ebensowenig besitzen wir eine Erklärung der Inaktivitätsatrophie, denn wenn Roux (S. 81) sagt, der funktionelle Reiz wird schließlich zu einem unentbehrlichen Lebensfaktor, so ist dies nur eine Umschreibung der Tatsachen. Wenn ein andauernder Reiz eine Zelle zum Wachstum anregt, so folgt daraus noch nicht, daß beim Fortfall des Reizes nun eine Rückbildung der Zelle eintreten muß. Sie könnte ja auf Grund ihrer Assimilationskraft auf der einmal erreichten Stufe stehen bleiben. Sagt man: die aktive Zelle zieht mehr Nahrung an sich und zwingt dadurch die ruhende zur Unterernährung, so vergißt man erstens, daß Rückbildungen sehr oft bei einem Überschuß von Nahrung, wie er sich in reichlicher Fettbildung dokumentiert, stattfinden und zweitens, daß wir nicht verstehen, warum eine Zelle nicht nach dem Gesetz der Energieerhaltung genau so viel Material assimiliert, als sie verbraucht, sondern bei Tätigkeit mit Überbilanz, bei Ruhe mit Unterbilanz arbeitet. Diesem Problem steht der »Intralkampf« machtlos gegenüber.

3. In der Ontogenie spielt der Intralkampf keine Rolle. Die Furchung und Embryonalentwicklung wird unter normalen Verhältnissen vollständig beherrscht von der Vererbung unter ganz bestimmter wechselseitiger Beeinflussung der entstehenden Organe, so daß für den Kampf der Teile nichts mehr zu tun übrig bleibt. Es findet eine friedliche und gesetzmäßige Abspaltung der einzelnen Zellen und eine Trennung derselben nach ihren verschiedenen Qualitäten statt, und es erhalten nicht die stärksten Zellen alle und die schwächsten gar keine Nahrung, sondern jede empfängt so viel, wie sie zu ihrem Wachstum nötig hat. In einer Blastula von 32 Zellen entscheidet nicht die Nahrungsgier der einzelnen Zellen, welche stärker und welche schwächer

gezogenen Schluße für hinfällig, also z. B. den Satz Pfeffers (1894, S. 37): »Es kämpfen bei der Bildung jedes Organismus sämtliche Teile, und das Endergebnis ist, daß das, was der Organismus nach Erledigung seiner Entwicklung, also seines Hauptwachstums, an Teilen hervorbringt, etwas Gutes ist, das Beste, was er aus dem Vorhandenen überhaupt hervorbringen konnte, denn der Kampf der Teile ließ ja nur das funktionell Vorzügliche, d. h. praktisch Brauchbare, überleben.« Wenn diese Anschauung richtig wäre, dann durfte es keine Klumpfüße, Wasserköpfe und andre Mißgeburten geben, denn bei der Bildung der Eier bzw. Samen merzt der Intralkampf alle minderwertigen Sexualelemente aus, es bleiben also nur gute übrig, von denen man von vornherein nur normale Embryonen erwarten sollte, und wenn während der Ontogenie diese rigorose Elimination weiter andauert, so sollte erst recht jede Möglichkeit zur Entstehung von Deformitäten ausgeschlossen sein. Trotzdem sind sie massenweise vorhanden, werden aber natürlich durch den konstitutionellen Intraspezialkampf bald nach der Geburt vernichtet.

Auch die Tatsachen der Symmetrie sprechen in demselben Sinne. Fände ein heftiger Kampf zwischen ungleichen Elementen auf beiden Körperseiten statt, so wäre es unverständlich, warum das Resultat trotzdem jederseits das gleiche ist. Und doch sehen wir, daß unser rechter Zeigefinger fast das Spiegelbild des linken ist. Die kleinen Differenzen, welche zwischen beiden bestehen, sind mit viel größerer Wahrscheinlichkeit auf verschiedenen Gebrauch als auf den Intralkampf zurückzuführen. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Fälle von lateralem Hermaphroditismus, wenn z. B. bei einem Schmetterling die linke Hälfte männlich, die rechte weiblich gefärbt ist. Die Medianebene pflegt dann beide Farbungen ganz scharf zu trennen, und eine solche scharfe Grenzlinie kann unmöglich die Folge eines Kampfes zwischen den beiden Sexualanlagen sein, sondern muß auf innerer Gesetzmäßigkeit beruhen.

Ich leugne nicht, daß ein Intralkampf bei der Bildung eines Gewebes oder eines Organs bis zu einem gewissen Grade vorkommt. Die einzelnen Zellen desselben Gewebes sind sicherlich mit nicht ganz gleichen Kraften begabt, und daraus muß eine Rivalität entspringen, die aber nicht

ein Kampf der Teile tritt nach Schultz (1908) hierbei nicht klar hervor.

Delage hebt mit Recht hervor, daß das Keimplasma durch viele Zellengenerationen hindurch unverändert weiter geführt wird, was ebenfalls ausschließt, daß die gierigsten Moleküle allein erhalten bleiben und alle übrigen verdrängen.

Es gibt viele Vorgänge, welche auf den ersten Blick für einen Intralkampf zu sprechen scheinen, aber bei näherer Betrachtung sich wegen ihres streng gesetzmäßigen Verlaufs doch nur auf immanente Wachstums- bzw. Vererbungsgesetze zurückführen lassen. Die Rumpfmuskeln des stromauf zum Laichen ziehenden Rheinlachsес bilden sich außerordentlich zurück, während die Geschlechtsorgane sich vergrößern. Das Blut belädt sich mit dem Eiweiß der Muskeln und gibt dieses Nährmaterial an die Keimdrüsen ab, wie in ähnlicher Weise die Leukozyten (Phagozyten) der ausgewachsenen Kaulquappe den Schwanz ausfressen und die so aufgenommenen Stoffe andern wachsenden Organen zuführen. Beim männlichen Narwal (*Monodon monoceros*) ist bekanntlich der eine Eckzahn zu einem riesigen, bis 9 Fuß langen Stoßzahn ausgezogen, während der andre, von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen, nur als 6 Zoll langes Knöchelchen in der Alveole eingeschlossen ist. Hier könnte man an eine Rivalität der beiden Zähne denken, aber die Tatsache, daß der große immer links, der kleine immer rechts sitzt, nie umgekehrt, und daß, wenn zwei gleiche Stoßzähne vorhanden sind, beide die volle Größe erreichen, lehrt, daß auch hier innere Wachstums gesetze obwalten. Bei den Reptilien funktionieren Urniere und Nachniere eine Zeitlang nebeneinander, bei Ophidiern bis zum ersten Winterschlaf, so daß eine gewisse Rivalität denkbar wäre. Da aber regelmäßig das Metanephros die Oberhand gewinnt, so entscheidet ein inneres Wachstumsgesetz, welches Mehnert (1897, S. 122, Anm.) bezeichnet als »korrelatives Vordringen eines lebenskräftigen Gewebes in ein vom absterbenden Gewebe eingenommenes, daher von selbst mit der Zeit freiwerdendes Gebiet«. In der Ontogenie und ebenso bei den Regenerationen spielt der Intralkampf demnach keine wesentliche Rolle, wir können durch ihn nicht das große Rätsel der Embryonalentwicklung lösen. Ich halte daher auch alle aus dem embryonalen Intralkampfe

die Gewebe oder aus Keimesvariationen unbekannten Ursprungs.

In dem erstenen Falle entscheidet immer nur die zufällige Lage zum Reiz, ob die betreffenden Zellen sich umgestalten sollen oder nicht, aber nicht ihre Qualität. Denken wir uns z. B. ein Gefäß, in dessen Wandung die Bindegewebsfasern vollständig wirr nach allen Richtungen sich durchkreuzen, und nehmen wir an, daß auf dasselbe ein andauernder oder wiederholter Zug in der Längs- und Querrichtung ausgeübt wird, so werden die ganz oder annähernd in den Zugrichtungen liegenden Fasern am meisten gedehnt werden, sie werden infolge ihrer trophischen Reizbarkeit am stärksten sich vermehren und bei erblicher Gebrauchswirkung im Laufe von Generationen schließlich alle weniger günstig situierten Fasern verdrängen, so daß die Gefäßwandung jetzt eine Längs- und eine Ringfaserschicht aufweist. Ohne Zweifel ist auf diese Weise ein großer Fortschritt erzielt worden, aber diese Vervollkommenung der Struktur ist nicht die Folge des Intralkampfes, sondern sie beruht auf der Elementareigenschaft der trophischen Reizbarkeit. Nicht die bestqualifizierten, sondern die bestsituierten Fasern haben die übrigen beiseite geschoben, ihnen die Nahrung entzogen und sie schließlich vernichtet. Man kann natürlich in einem solchen Falle das Bestehen eines Kampfes der Teile nicht leugnen, denn tatsächlich gehen viele Elemente zugrunde, und andre treten an ihre Stelle, aber dieser Kampf bewirkt keine qualitative Auslese, er läßt nicht allein die leistungsfähigsten Fasern am Leben und tötet nicht die minderwertigen, sondern es entscheiden in ihm nur die Situationsvorteile, und diese sind ganz unabhängig von der Qualität der Elemente. Ein solcher Kampf ist daher etwas Nebensachliches; er züchtet nicht und ist nicht die Quelle des Fortschritts, sondern nur eine untergeordnete Begleiterscheinung. Die Empfindlichkeit der Zellen und die Zugreize sind die eigentliche Ursache der Entstehung einer neuen Struktur, und die Art ihrer Richtung bestimmt, welche Fasern zur Vermehrung angeregt und welche unterdrückt werden. Die Balkchen im Oberschenkel eines Neugeborenen sind nach Bernhardt (1907) noch sächlersförmig angeordnet und fangen erst mit 14 Wochen an, sich zu durchsetzen, also zu einer Zeit, wenn die Beinchen schon gegen die Unterlage gestemmt werden

beträchtlich sein kann, da ja fast jedes Gewebe von einer oder einigen wenigen Urzellen sich ableitet und demnach annähernd gleiche Qualitäten geerbt hat. Der Intralkampf wird in erster Linie dadurch hervorgerufen werden, daß die Zellen eines Gewebes zum ernährenden Blutstrom verschieden situiert sind; die einen erhalten daher mehr, die andern weniger Nahrung, und daraus ergeben sich weitere Differenzen im Wachstum und in der Vermehrung. Es siegen also die Bestsituierten, diese aber werden nicht die Bestqualifizierten sein, sondern einen Durchschnittstypus darstellen. Wenn also bei *Hydra* von allen Ureien nur eins zum definitiven Ei wird und die übrigen als Nahrung dienen, oder wenn bei *Salamandra atra* in jedem Uterus nur ein Ei zum Embryo wird, oder wenn bei Milben nach Reuter (1907) die schlecht ernährten Oozyten von den günstiger situierten aufgefressen werden, so kann auf diese Weise nicht irgend eine Strukturanzuwendung verbessert werden, sondern der Intralkampf sorgt höchstens dafür, daß nicht eine schwächliche, kranke Zelle zum fertigen Ei oder Embryo wird. Bei Insekten entstehen, wie Metschnikoff (Z. f. wiss. Zool. 14, 1866) zuerst nachwies, die Eier und die Nährzellen aus den Ureien, während die Follikelzellen aus eingewanderten Mesodermzellen hervorgehen. Die Sonderung in Ei- und Nährzellen hängt vielleicht bei manchen Arten von zufälligen Ernährungsbedingungen ab, bei *Dytiscus* ist sie jedoch streng determiniert: wenn nämlich die Ureizelle sich teilt, so spaltet sich vom Kern eine stark färbbare Masse, der Giardinasche Ring, ab und wandert in diejenige Tochterzelle, welche die Eizelle liefert, und ebenso verhalten sich die folgenden Teilungen; alle Zellen ohne Ring lassen nur Nährzellen aus sich hervorgehen (vgl. Günthert, Zool. Jahrb. [Anat.] 30, 1910). Bei Cladoceren entstehen aus dem Keimplager Gruppen von vier Zellen, von denen immer die dritte zur Eizelle, die übrigen zu Nährzellen werden. In allen solchen Fällen ist ein Intralkampf ausgeschlossen.

4. Bei Neuerwerbungen findet kein züchtender Intralkampf statt, oder höchstens in ganz untergeordneter Weise, sondern die betreffenden Strukturen entstehen entweder durch die direkte Wirkung der neu auftretenden Reize auf

Zweckmäßigkeit können nicht durch das Licht oder durch nervöse Funktionen oder durch das Fliegen selbst entstanden sein. Hier bleibt nur die Annahme übrig, daß die natürliche Zuchtwahl sich zufällig entstandener Keimesvariationen bemächtigt und sie weiter gezüchtet hat. Wenn aber die natürliche Selektion einen Teil solcher innerer Anpassungen schaffen konnte, weshalb konnte sie dann nicht auch alle übrigen erzeugen?

5. Endlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß das Rouxsche Prinzip basiert auf der Vererbung individuell durch Intralkampf — richtiger durch funktionelle Anpassung — erworbener Eigenschaften, daß es also für die Anhänger Weismanns von vornherein nicht annehmbar ist. Letzterer hat daher den Kampf der Teile in die Vererbungssubstanz selbst hineingelegt (Germinalselektion), worauf ich weiter unten zurückkomme.

---

### 3. Panmixie oder das Aufhören bzw. das Fehlen der natürlichen Zuchtwahl und die Erklärung der rudimentären Organe.

Die Gegner der Selektionslehre könnten leicht Kapital aus dem Umstände schlagen, daß die Darwinisten über eine der wichtigsten Fragen sehr geteilter Meinung sind. Was wird aus einem Organ, von dem die natürliche Zuchtwahl ihre schützende Hand fortgezogen hat? Erhalt es sich auf der einmal erreichten Höhe, oder degeneriert es bzw. wird es rudimentär? Diese Frage ist zuerst von Romanes (1874, S. 44) genauer erörtert und dahin beantwortet worden, daß »cessation of selection« per se eine Quelle der Rückbildung sei. Darwin hat sich nie ausführlich über dieses Problem geäußert, sondern nur kurz ange deutet, daß ein Nachlassen in der Zuchtwahl zur Variabilität führe. So sagt er z. B. (Entstehung, S. 247): »Eine Bildung, welche durch langandauernde Zuchtwahl entwickelt worden ist, wird, wenn sie aufhört, derart von Nutzen zu sein, allgemein variabel, wie wir es bei den rudimentären Organen sehen; denn sie wird nun nicht mehr durch dieselbe Kraft der Zuchtwahl reguliert werden.« Romanes (1893, S. 502) erwähnt aber, daß Darwin seine Ansichten gelegentlich einer

und die Muskeln Zugreize ausüben. J. Wolff (1892) zeigte, daß bei schiefgeheilten Knochenbrüchen die neugebildeten Balken sich nach der veränderten Statik richten. Gebhardt (1910) fügte die weitere Erkenntnis hinzu, daß auch die kompakte Knochenmasse des wachsenden Röhrenknochens sich »genau nach den vorhandenen Beanspruchungsverhältnissen« richtet. In der Phylogenie des Pferdefußes hat sich die Mittelzehe am stärksten entwickelt (Fig. 76), weil sie durch die Körperlast am meisten gereizt wird.

Immer hängt für irgend ein Element alles von der Lage, nichts von der Qualität ab, wie wenn ein Regen auf einen ausgetrockneten Wald niedergeht, aber nur einen Teil desselben trifft. Eine gute Illustration liefert die Beobachtung von Oppel (Ref. Nat. Wochschr. 8, 1909, S. 381), daß nach Fütterung mit kleinen Gaben Phosphor bei Kaninchen die Zellen an der Peripherie des Leberläppchens verfetten und zugrunde gehen, während die zentralen erhalten bleiben und sie ersetzen, weil sie das Gift leichter an die zentrale Vene abgeben können. Daher ist auch der Weismannsche Ausdruck »Histonal-Selektion« oder der Rouxsche: »innere Umzüchtung« zu verwirfen, denn von Selektion soll man nur reden, wenn gute Elemente von schlechten gesondert werden. Bei der Konkurrenz der Gewebe aber spielt sich eine katastrophale Elimination kleinster Art ab (siehe S. 229): was zufällig nicht von dem Reiz getroffen wird, geht zugrunde, mag es gut oder schlecht organisiert sein. Übrigens gibt Weismann (1904, S. 204) neuerdings zu, daß die Differenzierung der Gewebe durchweg auf Personalselektion beruht.

Manche inneren Strukturen gehören in das große Gebiet der passiven Anpassungen (vgl. S. 24); sie wirken nur durch ihre Gegenwart, können aber nicht durch Gebrauch oder Übung, also durch funktionelle Reize, vervollkommen werden, sondern nur auf dem Wege der natürlichen Zuchtwahl. Hierher gehören z. B. die Schichtung der Linse im menschlichen Auge (Wolff, 1898, S. 63, 64); die Apodemen (innere Fortsätze des Chitinpanzers), welche das Bauchmark der Krebse schützen; die Chithaken, welche die Vorder- und Hinterflügel der Insekten zusammenhalten, und die ähnlichen Bildungen, welche die sekundären Äste der Federfahnen der Vögel untereinander verbinden. Diese inneren

Zweckmäßigkeiten können nicht durch das Licht oder durch nervose Funktionen oder durch das Fliegen selbst entstanden sein. Hier bleibt nur die Annahme übrig, daß die natürliche Zuchtwahl sich zufällig entstandener Keimesvariationen bemächtigt und sie weiter gezüchtet hat. Wenn aber die natürliche Selektion einen Teil solcher innerer Anpassungen schaffen konnte, weshalb könnte sie dann nicht auch alle übrigen erzeugen?

5. Endlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß das Rouxsche Prinzip basiert auf der Vererbung individuell durch Intralkampf — richtiger durch funktionelle Anpassung — erworbener Eigenschaften, daß es also für die Anhänger Weismanns von vornherein nicht annehmbar ist. Letzterer hat daher den Kampf der Teile in die Vererbungssubstanz selbst hineingelegt (Germinalselektion), worauf ich weiter unten zurückkomme.

---

### 3. Panmixie oder das Aufhören bzw. das Fehlen der natürlichen Zuchtwahl und die Erklärung der rudimentären Organe.

Die Gegner der Selektionslehre könnten leicht Kapital aus dem Umstände schlagen, daß die Darwinisten über eine der wichtigsten Fragen sehr geteilter Meinung sind. Was wird aus einem Organ, von dem die natürliche Zuchtwahl ihre schützende Hand fortgezogen hat? Erhält es sich auf der einmal erreichten Höhe, oder degeneriert es bzw. wird es rudimentär? Diese Frage ist zuerst von Romanes (1874, S. 44) genauer erörtert und daliin beantwortet worden, daß »cessation of selection« per se eine Quelle der Rückbildung sei. Darwin hat sich nie ausführlich über dieses Problem geäußert, sondern nur kurz ange deutet, daß ein Nachlassen in der Zuchtwahl zur Variabilität führe. So sagt er z. B. (Entstehung, S. 247): »Eine Bildung, welche durch langandauernde Zuchtwahl entwickelt worden ist, wird, wenn sie auf hört, derart von Nutzen zu sein, allgemein variabel, wie wir es bei den rudimentären Organen sehen; denn sie wird nun nicht mehr durch dieselbe Kraft der Zuchtwahl reguliert werden.« Romanes (1893, S. 502) erwähnt aber, daß Darwin seine Ansichten gelegentlich einer

Konversation »fully accepted« hätte, worauf natürlich nicht allzuviel Wert zu legen ist, da es sich hierbei um einen Akt der Höflichkeit gehandelt haben kann. Weismann (1886) hat für diesen Zustand des Aufhörens oder des Fehlens der natürlichen Zuchtwahl den treffenden Ausdruck Panmixie, Allgemeinkreuzung, eingeführt, denn seine nächste Folge ist natürlich ein allseitiges Durcheinanderkreuzen von Individuen, bei denen das betreffende Organ auf jeder möglichen Ausbildungsstufe steht. Derselbe Forscher hat bis in die neueste Zeit (bis 1896) energisch den Standpunkt vertreten, daß Panmixie die Hauptquelle des Rückschritts in der Natur sei, seitdem aber seine Ansicht wesentlich erweitert. Beide Autoren stimmen also darin überein, daß nur durch Selektion ein Organ auf der Höhe der Anpassung erhalten wird, und daß Verfall und Verkleinerung eintreten müssen, sobald sie aufhört. Sie schließen: wenn die Enten, welche auf einem Hof gehalten werden, nicht mehr ihre Flügel zur Erhaltung des Lebens nötig haben, so gelangen auch diejenigen mit schlechten Flugorganen zur Fortpflanzung; es wird dadurch eine Verschlechterung des Durchschnitts bewirkt, welche von Generation zu Generation zunehmen und schließlich zum völligen Schwunde der Flügel führen muß. Die von Weismann in seinen Schriften angeführten Beispiele waren nicht immer glücklich gewählt und haben daher mancherlei Widerspruch erfahren. Auf die Behauptung (1893, S. 9), die kleine Zehe des Menschen sei durch Panmixie verkümmert, konnte ihm Spencer (1893, S. 895) mit Recht antworten, es läge doch näher, hierin die Folge einer Verlegung des Schwerpunktes beim Gehen zu sehen. Indem die Last des Körpers hauptsächlich auf die innere Hälfte des Fußes beim Aufgeben des Baumlebens und Übergang zum Gehen auf der Erde verlegt wurde, entwickelte sich die erste Zehe am stärksten, während die nach außen folgenden sukzessive weniger angestrengt werden und deshalb durch Nichtgebrauch verkümmerten. Ebenso erklärt sich die merkwürdige Eigenschaft der Arbeiter der Amazonenameisen, sich selbst nicht mehr ernähren zu können, daraus, daß ihre Sklaven die Gewohnheit annahmen, sie zu füttern, denn hierdurch wurden gewisse Ganglienzenlen und Leitungsbahnen im Gehirn außer Tätigkeit gesetzt und verkümmerten, ebenso wie wir Menschen nur durch andauernde Übung im Besitz von Fertigkeiten (z. B. Klavier-

spielen) bleiben. Wer monatelang das Bett hat hüten müssen, kann häufig zuerst nicht ohne Hilfe gehen, wenngleich es nicht an Kräften hierzu fehlt. So sehr hängen selbst die einfachsten Bewegungen von beständiger Übung ab. Ein bei Weismann mehrfach wiederkehrendes Beispiel ist der weiche Hinterleib der Paguriden. Er sieht darin einen Beweis, daß auch passive Anpassungen, bei denen funktionelle Reize (Gebrauch, Übung) ausgeschlossen sind, verkummern können. Und doch ist es sehr gut möglich, daß die äußeren Verhältnisse die Reduktion des Chitinspanzers bewirkt haben, denn der Hinterleib der Bernhardkrebse zeigt, wie schon oben (S. 216) betont wurde, die Erscheinungen des Drucködems; er ist prall mit wäßriger Blutflüssigkeit gefüllt, so daß die Haut durch inneren Druck gedehnt und daher dünn ist. Weismann (1893, S. 14) sieht auch darin einen Beweis für die Rückbildung einer passiven Anpassung durch Panmixie, daß »die schützende Färbung eines Insekts« verloren gehen kann. Wir kennen viele Beispiele dafür, daß die Färbung von Wärme, Kälte, Feuchtigkeit, Nahrung und andern äußeren Faktoren abhängt, und mithin kann auch eine Schutzfärbung durch einen Wechsel der Existenzverhältnisse modifiziert werden. Die von Weismann erbrachten Beispiele erscheinen mir also nicht einwandfrei zu sein und nicht mit Sicherheit den Schluß zu gestatten, daß Panmixie tatsächlich per se, ohne Mitwirkung anderer Umstände, eine Verkleinerung und schließlich den Schwund von Organen zu bewirken vermag.

---

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, daß die Frage nach der Bedeutung der Panmixie zusammenfällt mit derjenigen nach der Erklärung der rudimentären Organe. Rückbildungerscheinungen sind in der Natur außerordentlich häufig und stellen daher eins der wichtigsten Probleme der theoretischen Biologie dar. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Rudimentation in zweifacher Form auftreten kann, als ein langsamer im Laufe von sehr vielen Generationen sich abspielender Prozeß oder als plötzliche Rückbildung, die sprungartig das Organ auf ein Minimum reduziert oder sogar zum völligen Verschwinden bringt. Die erste Form ist bei weitem die häufigere und soll uns im folgenden zunächst beschäftigen.

### A. Langsame Rudimentation.

Es liegen hier verschiedene Erklärungsprinzipien vor, welche sich in zwei Gruppen gliedern lassen, je nachdem eine Vererbung erworbener Eigenschaften gelegnet oder angenommen wird.

#### I. Neodarwinistische Erklärungen (Beeinflussung des Keimplasmas)

1. Rückbildende Reize
2. Panmixie
3. Germinalselektion
4. Umgekehrte Selektion.

#### II. Lamarckistische Erklärungen (Beeinflussung des Somas mit erblicher Wirkung)

1. Nichtgebrauch
2. Rückbildende Reize
3. Ökonomie der Ernährung.

Ich werde nun im folgenden ausführen, daß die neodarwinistischen Prinzipien sämtlich versagen mit Ausnahme der umgekehrten Selektion, welche aber nur von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Es ergibt sich daraus der in theoretischer Hinsicht sehr wichtige Schluß, daß die langsame Rudimentation nur zu erklären ist, wenn man die Möglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften zugibt.

#### I. Neodarwinistische Erklärungsversuche der langsamem Rudimentation durch Beeinflussungen des Keimplasmas.

##### 1. Rückbildende Reize.

Der Gedanke liegt nahe, daß ungünstige Reize von den äußeren Verhältnissen (Klima, Nahrung usw.) oder vom Stoffwechsel ausgehen und auf bestimmte Determinantengruppen des Keimplasmas während vieler Generationen einwirken können, was dann die allmähliche Rückbildung des Determinats zur Folge haben würde. Ich gebe zu, daß ein einzelner Erbfaktor in dieser Weise zum Verschwinden gebracht werden kann; wenigstens sprechen zurzeit keine Beobachtungen gegen eine solche Annahme. E. Chr. Hansen fand, daß manche *Saccharomyces*-Rassen durch Kultur in hohen Temperaturen die Fähigkeit, Sporen zu bilden, dauernd verlieren, wahrscheinlich weil eine genotypische Änderung durch den Reiz bewirkt wurde. Bedingt bei einem Säuger der Faktor *C* das Auftreten von Pigment (vgl. Vbgl. S. 130), so könnte in ähnlicher Weise die Färbung allmählich immer blasser werden und schließlich

verschwinden. Hangt die Größe eines Organs von einer Anzahl gleichsinnig wirkender (homomerer) Erbsfaktoren (Vbgl. § 28, 2 und § 29, 2) ab, so könnte einer nach dem andern sich rückbilden und dadurch eine allmähliche Verkleinerung veranlassen. Tatsächlich pflegen ja rudimentäre Organe auf der ersten Stufe der Rückbildung sehr klein zu werden, ohne sich im übrigen zu verändern (Fig. 77—79). Trotzdem kann ich diesem Prinzip keine allgemeine Bedeutung für die Erklärung der rudimentären Organe zuschreiben und zwar aus folgenden zwei Gründen.

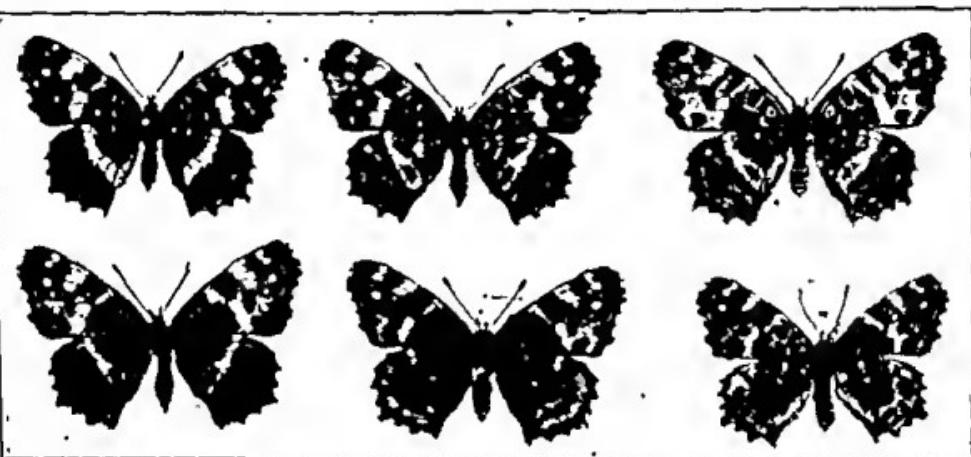


Fig. 74. *Vanessa prorsa* (Sommerform) links oben und *V. cardui* (Frühlingsform) rechts unten verbunden durch im Temperaturexperiment erzeugte Übergänge. Nach Goldschmidt aus Plate.

Erstens werden die meisten Organe von einer größeren Anzahl von Erbsfaktoren ausgelöst, welche voneinander im hohen Maße unabhängig sind, wie die Kreuzungsversuche lehren. Die Temperaturexperimente an Schmetterlingen und Käfern beweisen weiter, daß derselbe Reiz die verschiedenen Determinanten desselben Flügels ganz verschieden beeinflußt, indem z. B. das eine Zeichnungselement größer, das andre kleiner wird; mit andern Worten, die Determinanten reagieren spezifisch. Z. B. verschwindet die weiße Binde, wenn die Nachkommen (Puppen) von *Vanessa prorsa* mit Kalte behandelt werden und dann *V. cardui* ergeben (Fig. 74). Da nun schon in der Haarfarbe der Maus

acht verschiedene, in der Blütenfarbe des Löwenmauls 15 Faktoren vorkommen, so geht man nicht fehl mit der Annahme, daß die meisten Organe sich aus zehn oder noch mehr Erbinheiten zusammensetzen. Dann aber ist es ausgeschlossen, daß derselbe Reiz sie alle in gleicher Weise zur Rückbildung bringt. Ein solcher Reiz wird vielmehr einige Determinanten hemmen, andre fördern, wieder andre unverändert lassen. Diese Unabhängigkeit der einzelnen Determinanten eines Organs kommt

auch darin zum Ausdruck, daß sehr häufig einige Teile eines Organs sich progressiv, andre sich gleichzeitig regressiv phyletisch entwickeln (Fig. 75, 76). Soll also ein kompliziertes Organ, etwa eine Extremität oder ein Auge, sich langsam rückbilden im Laufe der Stammesgeschichte und zwar ausschließlich durch Reizung des Keimplasmas, so müssen auf jeder Rückbildungsstufe zahlreiche verschiedenartige spezifische Reize ausgeübt werden. Eine derartige vielseitige Leistung aber können die rein zufälligen äußeren Faktoren nicht vollziehen, um so weniger als sich der Rückbildungsprozeß über eine sehr große Zahl von Generationen erstreckt. Man könnte einwenden, daß ebenso wie Chloroform und Cyankali auf alle Tiere

Fig. 75. Känguru Fuß, *Macropus benetti*. Nach Flower aus Gegenbaur.

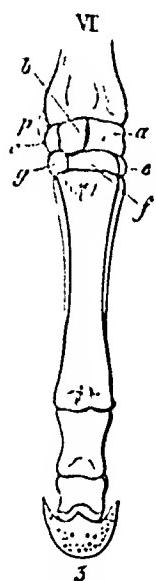
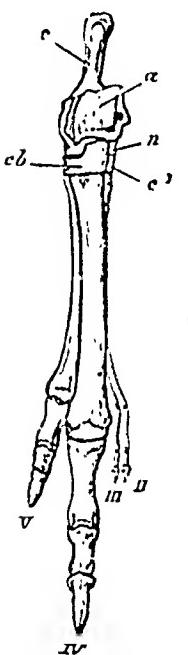


Fig. 76. Vorderfußknochen des Pferdes. Nach Gegenbaur.

schädlich einwirkt, so auch gewisse intensive Reize alle Determinanten eines Organs zur Rückbildung zwingen werden. Gewiß gibt es derartige starke Beeinflussungen, aber wer wird behaupten, daß ihre Wirkung sich bloß auf die Determinanten eines Organs beschränken, und nicht vielmehr das ganze Keimplasma schädigen wird.

Zweitens ist es ausgeschlossen, daß die langsame Rudimentation eine Folge ungünstiger Beeinflussung des Keimplasmas ist, weil sie ja in strenger Harmonie mit der Lebensweise sich vollzieht: die Wale verloren ihre Hinterbeine in demselben Maße, als sie mit dem Schwanz

Schwimmbewegungen machten, die Höhlentiere ihre Augen und ihr Pigment nach Einwanderung in die dunklen Wohngebiete, die Zibethhyäne (Fig. 77) ihre Raubtierzähne als sie zur Insektennahrung überging usw. Klima, Nahrung und andre äußere Faktoren üben rein zufällig ihre Wirkung auf das Keimplasma aus. Rufen sie dabei schädliche, progressive Mutationen hervor, so werden die betreffenden Individuen durch die Selektion ausgemerzt. Die rudimentären Organe hingegen mit sehr geringfügigen oder fehlenden Funktionen unterliegen der Auslese nicht mehr. Hier fehlt also der Richter, welcher jede ein-



Fig. 77. Links Schädel der Zibethhyäne *Protelus cristatus* mit stark reduziertem Gebiß infolge der Insektennahrung, rechts Schädel eines Ichneumons zum Vergleich. Nach Präparaten des phyletischen Museums in Jena.

zelne Stufe der Rückbildung kontrolliert; und trotzdem diese Abhängigkeit von der Lebensweise! Ein deutlicher Hinweis, daß die Rückbildung durch die Lebensweise veranlaßt wird. Vom neodarwinistischen Standpunkt aus muß man annehmen, daß zufällig immer gerade die richtige Summe spezifischer Reize von den äußeren Faktoren zur Rückbildung derjenigen Organe ausging, welche für die Lebensweise nicht erforderlich waren. Eine solche Annahme aber ist unmöglich.

## 2. Panmixie.

Die früheren Diskussionen über die Wirkung der Allgemeinkreuzung gingen aus von der Annahme, daß eine konstant-intermediäre Vererbung existiert, daß aus der Mischung von guten und schlechten Variationen ein Mitteltypus resultiert. Wie ich in der Vererbungslehre § 30 näher ausgeführt habe, ist aber zurzeit kein sicherer Beweis hierfür vorhanden.

Nach der Mendelschen Regel entstehen aus der Kreuzung von schwarzen und weißen Tieren nicht graue Nachkommen, sondern wieder schwarze und weiße in bestimmten Zahlenverhältnissen; ebenso bei andern Merkmalen. Ein Mitteltypus kann zwar auftreten, spaltet aber in seinen Nachkommen wieder in seine Komponenten. Damit scheidet also die Panmixie als wirkliches Mittel zur phyletischen Rückbildung aus. Es bleibt aber die Frage, welche Wirkung man ihr zuschreiben darf und ob darunter nicht auch solche sind, welche den Anschein einer Rückbildung vortäuschen.

Zur Beurteilung dieser Frage muß man eine doppelte Art der Verkümmерung unterscheiden. Es gibt eine physiologische Rückbildung, welche sich nur in verringelter Leistungsfähigkeit, in Entartung, Verschlechterung äußert, aber nicht mit einer Größenabnahme verbunden ist; und eine morphologische Rückbildung, d. h. eine Verkleinerung des Organs, welche fast ausnahmslos mit einer Abnahme der Tüchtigkeit Hand in Hand geht und schließlich zum Schwunde führt. Beide Vorgänge sollen im folgenden als Degeneration und Rudimentation unterschieden werden. Sie sind völlig verschiedener Natur und nur die Rudimentation kommt als phyletisches Problem in Betracht. Diese Unterschiede sind, sehr zum Schaden der Diskussion, nicht immer gemacht worden. Delage (1895, S. 388ff.) spricht z. B. nur von physiologischer Rückbildung, andre Autoren denken nur an die morphologische.

#### A. Panmixie bewirkt Degeneration.

Alle Autoren sind darüber einig, daß das Aufhören der Selektion eine Herabsetzung der Leistungen eines Organs, also eine physiologische Rückbildung zur Folge haben muß. Denn 1. werden dadurch gute und schlechte Variationen aller Gewebe und Teile eines Organs durcheinander gemengt, was eine Disharmonie in dem Zusammenwirken der Komponenten veranlaßt. Diese muß um so rascher eintreten, je komplizierter das betreffende Organ ist (Romanes 1893, S. 502); 2. sind bei einem nur etwas komplizierten Organ die Chancen für eine Verschlechterung der Leistungsfähigkeit viel größer als für eine Verbesserung, denn jene kann auf sehr vielen, diese nur auf sehr wenigen Wegen erzielt werden. Wenn also neue Variationen auftreten, welche von der Selektion nicht

kontrolliert werden, so müssen sie aller Wahrscheinlichkeit nach im ungünstigen Sinne wirken. Beispiele sind namentlich bei Kulturvölkern häufig, bei denen der Kampf ums Dasein nur zu oft nicht auf körperlicher Tüchtigkeit, sondern auf geistigen Fähigkeiten und sozialen Machtmitteln beruht. So erklärt sich die Verschlechterung der Zähne durch Karies, die außerordentliche Variabilität der Sehschärfe, die Verbreitung der Glatze unter den Männern, und die Rückbildung der Brustdrüsen und Brustwarzen bei den Frauen höherer Stände, obwohl in diesen Fällen selbstverständlich Panmixie nicht die Ursache des Auftretens der schädlichen Variationen ist, sondern nur deren Erhaltung und Verbreitung begünstigt.

Der Grad der Entartung, welcher bei einem Organ auf diese Weise durch Panmixie erreicht werden kann, soll nach Delage (1895, S. 389 ff.) im Maximum gleich  $\frac{1}{2}$  des ursprünglichen normalen Zustandes sein. Er beweist dies so: Gesetzt die Sehschärfe des Auges sei bei einem Tier normalerweise = 10, und mit 0 werde der niedrigste Grad, Blindheit, bezeichnet, so würde durch allseitige Kreuzung der Durchschnitt auf 5 herabgesetzt werden, wenn alle Grade bei ungefähr gleich viel Individuen auftraten. Da aber die Majorität eher normalsichtig als ganz oder annähernd blind sein wird, so wird dadurch der Durchschnitt auf über 5 verschoben und sinkt nur im ungünstigsten Falle auf 5, also auf die Hälfte des ursprünglichen Wertes. — Diese Argumentation scheint mir nicht richtig zu sein, weil ihre Voraussetzung, daß alle Grade gleich häufig sind, unwahrcheinlich ist. Wenn ein zusammengesetztes Organ, etwa ein Auge, in seinen Teilen variabel wird, so hängt es ganz davon ab, ob wesentliche oder unwesentliche Elemente variieren. Zeigt sich nun z. B. bei der Mehrzahl der Individuen eine Variabilität an der Retina oder an der Linse, so kann die Sehschärfe sofort unter 5 fallen, bemächtigt sie sich hingegen eines weniger wichtigen Bestandteils, etwa eines Augenmuskels oder der Sklera, so wird die Sehschärfe wenig alteriert werden trotz aller Panmixie. Da nun nicht zu entscheiden ist, nach welcher Seite die Variabilität sich vornehmlich neigt, so ist die ganze Erörterung im Grunde genommen wertlos. Dazu kommt, daß sie basiert auf der intermediären Vererbung, deren Existenz, wie gesagt, zurzeit als sehr zweifelhaft gelten muß.

B. Es ist unwahrscheinlich und jedenfalls zurzeit nicht erwiesen, daß Panmixie zur Rudimentation führt.

Über den morphologischen Einfluß der Panmixie gehen die Ansichten sehr weit auseinander. Weismann hat ihr ursprünglich eine sehr große Bedeutung zugeschrieben. Sie sollte imstande sein, ein Organ bis auf einen ganz kleinen Rest rückzubilden, also um etwa 90% zu verkleinern. Dieser letzte Rest sollte dann eventuell durch umgekehrte Selektion beseitigt werden, worauf ihm Romanes mit Recht vorhielt, daß letzteres Prinzip doch höchstens am Anfang wirksam sein könne. Im Jahre 1896 beurteilt Weismann die Panmixie sehr viel minderwertiger, nämlich nur als ein zur physiologischen Entartung führendes Prinzip, indem er schreibt (S. 53): »Wohl würde sich allein schon aus dem Aufhören der Kontrolle über das Organ dessen Degenerieren verstehen lassen, d. i. sein Schlechterwerden, Disharmonie seiner Teile, nicht aber das, was doch tatsächlich überall eintritt, wo ein Organ nutzlos geworden ist, seine ganz allmähliche und stetige, durch Jahrtausende sich fortsetzende Verkleinerung bis zum völligen Verschwinden.« Weismann glaubte, als er dies schrieb, in der Germinalselektion die eigentliche Ursache der Rudimentation erkannt zu haben, worauf ich im nächsten Abschnitt eingehé.

Romanes (1895) läßt durch Panmixie die ersten 10—20% der Größe eines Organs verschwinden. Mehr vermag dieses Prinzip nach ihm nicht zu leisten, weil die Macht der Vererbung entgegenwirkt. Die weitere Verkleinerung bis auf etwa 5% der ursprünglichen Größe soll durch umgekehrte Selektion erfolgen, endlich das völlige Verschwinden durch Erlöschen der Vererbungskraft aus inneren Gründen.

Platt Ball (1893, S. 340) und Emery (1890) gestehen der Panmixie eine geringfügige Verkleinerungskraft zu, ohne aber vorsichtigerweise den Grad anzugeben.

Ray Lankester (1890) und Lloyd Morgan (1890, S. 172) sagen: bei Panmixie bleibt der Geburtsdurchschnitt erhalten, und dieser liegt tiefer als der Selektionsdurchschnitt. Tritt z. B. ein Organ bei den Individuen einer Generation in neun verschiedenen Größen auf und wird das größte mit 1, das kleinste mit 9 bezeichnet, so merzt der Kampf ums Dasein etwa die Größen 9—4 aus, und der Selektionsdurchschnitt ist = 2.

Bleiben aber alle Tiere am Leben, so resultiert durch Panmixie der Geburtsdurchschnitt = 5. — Dies ist ohne Zweifel richtig; aber wenn man vom Aufhören der Selektion spricht, sollte man eigentlich den Selektionsdurchschnitt ganz beiseite lassen. Es liegt hierin schon die Ansicht, welche ich mit Spencer, Wolff, Ammon, Haacke, Eimer und Kassowitz für die allein richtige halte: Panmixie allein ist nicht imstande, ein Organ zu verkleinern, sie führt als Regel nur zu Stillstand in der Größe, weil die Untersuchungen über Größenvariabilität lehren, daß Plus- und Minusvariationen im allgemeinen gleich häufig sind und daher bei Allgemeinkreuzung den statistischen Durchschnitt nicht ändern. Für diese Anschauung spricht namentlich, daß zahllose indifferente Merkmale, die aber von großer systematischer Bedeutung sein können, sich konstant erhalten, obwohl die Zuchtwahl sie nicht beeinflußt und sie daher einer kontinuierlichen Panmixie ausgesetzt sind. Die Fühler mancher Insekten bestehen z. B. aus einer großen Anzahl von Gliedern, oder ihre Flügel weisen eine bestimmte Zahl und Anordnung von Adern auf. Diese Verhältnisse pflegen für jede Art konstant zu sein bzw. um eine Durchschnittszahl ein wenig nach oben und nach unten zu variieren. Man kann nicht annehmen, daß die betreffende Zahl von Fühlergliedern oder Adern<sup>1</sup> durch die Selektion fixiert wird. Sie stellt zweifellos ein indifferentes Merkmal dar, das ruhig sich etwas vergrößern oder verkleinern konnte, ohne die Leistungsfähigkeit der Organe zu beeinträchtigen. Trotz der Panmixie erhält sich aber jene Durchschnittszahl und ändert sich erst, wenn die Lebensbedingungen der Art sich ändern. Das Hymen des Weibes war wohl ursprünglich ein Reizapparat, ist aber jetzt sicherlich ein indifferentes Organ, welches nur dazu bestimmt ist, später zerstört zu werden, und es unterliegt auch nicht der geschlechtlichen Zuchtwahl von seiten des Mannes. Panmixie hat aber nicht vermocht, dasselbe rückzubilden. Solche indifferente Charaktere existieren in Menge, ohne daß man annehmen kann, daß sie alle in Korrelation mit Anpassungen stehen und durch diese gehalten werden. Es bleibt also nur der Schluß übrig, daß im allgemeinen Plus- und Minusvariationen gleich häufig auftreten und Panmixie machtlos

<sup>1</sup> Vgl. die S. 112 erwähnten Untersuchungen von Kellogg und Bell.

ist. Sie kann nur solche Organe verkleinern, deren Variabilität infolge irgendwelcher Faktoren nach der negativen Seite größer ausfällt als nach der positiven oder deren Minusvariationen eine größere Fruchtbarkeit besitzen, so daß sie von Generation zu Generation an Zahl der Individuen zunehmen. Hilzheimer (Variationen des Canidengebisses. Z. f. Morph. und Anthropol. 9, 1905, S. 1—40) fand unter 400 Hundeschädeln 72 mit Unterzahl und 33 mit Überzahl der Zähne; die Minusvariationen sind also beim Haushunde mehr als doppelt so häufig wie die Plusvariationen, wahrscheinlich weil, wie beim Menschen, die weichere Kost einen geringeren Reiz auf Kiefer und Zähne ausübt und eine Reduktion bewirkt. In solchen Fällen ist aber nicht die Panmixie die Ursache der Rückbildung, sondern diese erfolgt durch die veränderte Lebensweise, und die Panmixie spielt bloß eine sekundäre Rolle.

Werfen wir noch einen Blick auf die Argumente der Anhänger der Panmixielehre. In der »Vorträgen über Deszendenzlehre« ist Weismann (1902, II, S. 136) wieder in seinen früheren Irrtum, den er 1896 glücklich überwunden hatte, zurückgefallen, daß nämlich Panmixie zur Rückbildung führen müsse, weil ein Überwiegen der Minusvariationen anzunehmen sei auf Grund der folgenden Erwägungen. Er meint, die aufsteigenden Varianten des nutzlosen Organs seien nachteilig. »Vielleicht wirkt eine Vergrößerung des nutzlos gewordenen Organs selbst noch nicht nachteilig, wohl aber die seiner Determinante, denn die Nahrung, welche eine aufsteigende Determinante mehr braucht als vorher, entzieht sie ihrer Umgebung, also den sie unmittelbar umgebenden Determinanten; diese aber sind solche von funktionierenden, somit unentbehrlichen Teilen. Individuen also, in deren Keimplasma die Determinante des nutzlosen Organs aufsteigt, und dadurch die Determinanten noch tätiger Organe herabdrückt, unterliegen der Personalselektion und werden ausgemerzt. Es bleiben also bloß solche mit absteigenden Determinanten übrig, mit andern Worten: die Aussicht auf Schwächungsvarianten der nutzlosen Determinante überwiegt bei weitem die auf Stärkungsvarianten.« Diese Sätze enthalten einen Fehlschluß, denn die Determinante eines nutzlosen Organs kann wie alle andern indifferenten Charaktere ein

wenig nach oben und nach unten variieren, ohne ihre Nachbardeterminanten zu beeinflussen. Vergroßert sie sich nun erheblich und führt dadurch zur Benachteiligung einer nutzlichen Determinante, so wird die Selektion eingreifen und sie wieder auf die ursprüngliche Größe zurückschrauben; damit aber hört ihre Tätigkeit auf, und das nutzlose Organ variiert nun wieder wie früher um seinen Nullpunkt ein wenig nach oben und nach unten, d. h. seine Größe bleibt im Durchschnitt konstant.

Emery, Romanes und Reid suchen ein Überwiegen der Minusvariationen wahrscheinlich zu machen, indem sie jedem Organismus eine gewisse Tendenz zum Rückschlag (Atavismus) zuschreiben; hiergegen hat Wolff (1898, S. 50) mit Recht hervorgehoben, daß der Atavismus ein zu dunkler Faktor sei, um viel Gewicht zu beanspruchen, und daß bei einmal begonnener Rückbildung er ja zunächst zu einer Verbesserung führen müßte. Meines Erachtens sind spontane Atavismen, welche nicht auf Kreuzung verschiedener Rassen beruhen (s. Vbgl. § 67), so selten und treten immer so vereinzelt auf, daß sie nicht von Belang sind. Weiter hat Romanes behauptet, Mangel in der Stärke und Genauigkeit der Vererbung, »failures in the force or in the precision of heredity« bewirkten ein numerisches Übergewicht der Minusvariationen. Mangel in der Stärke, d. h. ein Stehenbleiben auf früheren Stufen würden sich mit Rückschlag, Mangel in der Genauigkeit mit Variabilität decken. Ersteren Punkt haben wir soeben erledigt, und bei dem letzteren bliebe noch zu erweisen, daß sie nach der einen Seite intensiver ist als nach der andern.

Endlich hat Emery (1890, S. 743) auf die Konkurrenz hingewiesen, welche die durch die neuen Existenzverhältnisse begünstigten Organe den außerhalb der Selektion stehenden bereiten. Dies ist im Grunde genommen das Prinzip der Ökonomie der Ernährung, welches wir S. 367 als direkte Ursache der Rückbildung näher schildern werden, es hat aber nichts mit Panmixie als solcher zu tun.

Wir kommen demnach zu dem Schluß, daß Panmixie per se nur zu erhöhter Variabilität und damit zur Degeneration, aber nicht zur Verkleinerung und zum schließlichen Verschwinden führt.

ist. Sie kann nur solche Organe verkleinern, deren Variabilität infolge irgendwelcher Faktoren nach der negativen Seite größer ausfällt als nach der positiven oder deren Minusvariationen eine größere Fruchtbarkeit besitzen, so daß sie von Generation zu Generation an Zahl der Individuen zunehmen. Hilzheimer (Variationen des Canidengebisses. Z. f. Morph. und Anthropol. 9, 1905, S. 1—40) fand unter 400 Hundeschädeln 72 mit Unterzahl und 33 mit Überzahl der Zähne; die Minusvariationen sind also beim Haushunde mehr als doppelt so häufig wie die Plusvariationen, wahrscheinlich weil, wie beim Menschen, die weichere Kost einen geringeren Reiz auf Kiefer und Zähne ausübt und eine Reduktion bewirkt. In solchen Fällen ist aber nicht die Panmixie die Ursache der Rückbildung, sondern diese erfolgt durch die veränderte Lebensweise, und die Panmixie spielt bloß eine sekundäre Rolle.

Werfen wir noch einen Blick auf die Argumente der Anhänger der Panmixielehre. In der »Vorträgen über Deszendenzlehre« ist Weismann (1902, II, S. 136) wieder in seinen früheren Irrtum, den er 1896 glücklich überwunden hatte, zurückgesunken, daß nämlich Panmixie zur Rückbildung führen müsse, weil ein Überwiegen der Minusvariationen anzunehmen sei auf Grund der folgenden Erwägungen. Er meint, die aufsteigenden Varianten des nutzlosen Organs seien nachteilig. »Vielleicht wirkt eine Vergrößerung des nutzlos gewordenen Organs selbst noch nicht nachteilig, wohl aber die seiner Determinante, denn die Nahrung, welche eine aufsteigende Determinante mehr braucht als vorher, entzieht sie ihrer Umgebung, also den sie unmittelbar umgebenden Determinanten; diese aber sind solche von funktionierenden, somit unentbehrlichen Teilen. Individuen also, in deren Keimplasma die Determinante des nutzlosen Organs aufsteigt, und dadurch die Determinanten noch tätiger Organe herabdrückt, unterliegen der Personalselektion und werden ausgemerzt. Es bleiben also bloß solche mit absteigenden Determinanten übrig, mit andern Worten: die Aussicht auf Schwächungsvarianten der nutzlosen Determinante überwiegt bei weitem die auf Stärkungsvarianten.« Diese Sätze enthalten einen Fehlschluß, denn die Determinante eines nutzlosen Organs kann wie alle andern indifferenten Charaktere ein

**II. Laienökistische Erklärung der rudimentären Organe,**  
welche davon ausgeht, daß die am Soma durch äußere Faktoren und  
Lebensweise hervorgerufenen Veränderungen in vielen Fällen eine erbliche  
Wirkung ausüben.

**I. Erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs.** Dieses Prinzip läßt sich natürlich nur auf aktive Anpassungen anwenden, denn bei passiven existiert keine Inaktivitätsatrophie. Es beruht auf der nicht weiter erklärbaren Erscheinung, daß ein inaktives Organ weniger assimiliert als nötig ist, um es auf der Höhe zu erhalten. Herischte dieses Gesetz ausnahmslos, so müßte es die rudimentären aktiven Organe langsam, aber sicher zum vollständigen Schwunde führen. Dieses kann jedoch nicht der Fall sein, wie viele mit Zahigkeit festgehaltene Rudimente (Beckenknochen der Wale, Fig. 6, S. 17) beweisen. Außerdem würden passive Anpassungen sieh in diesem Falle gar nicht halten können, denn auch bei ihnen fehlt der funktionelle Reiz der Übung. Dieses Prinzip kann daher nur für den Anfang der Rückbildung aktiver Organe Geltung haben. Aber selbst in dieser Beziehung darf es nicht übersehzt werden, denn es gibt manche aktive Organe, die während des Lebens nur einmal gebraucht werden und trotzdem sich nicht rückbilden: z. B. die Flügel der Bienenkönigin und der weiblichen Ameisen, die Geschlechtsorgane vieler Tiere. Beim Hochzeitsfluge der Bienenkönigin braucht von allen Drohnen nur eine ihren Penis ein einziges Mal, um gleich danach zu sterben. Man kann freilich einwenden, daß bei allen diesen Arten die Selektion dafür sorgt, daß die betreffenden Organe leistungsfähig bleiben; aber es ist klar, daß die Selektion machtlos wäre, wenn der geringe oder ganz fehlende Gebrauchsreiz regelmäßig auf die nachste Generation im ungünstigen Sinne einwirke. Wie wir oben (S. 340) sahen, daß manche Organe nicht dem Gesetz der funktionellen Anpassung folgen und durch Gebrauch eher schlechter als besser werden, so gibt es auch viele Ausnahmen von dem Satze, daß Nichtgebrauch ein Organ verschlechtert. Das Prinzip der erblichen Wirkung des Nichtgebrauchs ist also nicht allgemein anwendbar, sondern kann nur dann herangezogen werden, wenn durch Beobachtung der rückbildende Einfluß der Inaktivität nachgewiesen ist, wie dies z. B. für Muskeln, Drüsen

3. Germinalselektion. Eine Zurückweisung dieser Weismannschen Theorie folgt im nächsten Abschnitt.

4. Umgekehrte Selektion. Wenn bei veränderten Lebensverhältnissen ein Organ schädlich wird, so erhält die Zuchtwahl solche Individuen, bei denen dasselbe möglichst klein ist. Beispiele: Flügellosigkeit bei Insekten und Vögeln, welche ozeanische Inseln bewohnen, indem die guten Flieger durch den Wind auf das Meer geworfen werden und zugrunde gehen. So sind auf Madeira von 550 Käferarten 200 flugunfähig, und von 29 endemischen Gattungen haben nicht weniger als 23 nur solche Arten. Von der sturmumbrausten Kergueleninsel kennt man 35 Insekten, unter denen sich 9 Käfer, 9 Dipteren und 2 Schmetterlinge befinden, welche ihr Flugvermögen verloren haben. Gleichzeitig kann ein anderer Umstand denselben Effekt gehabt haben, daß nämlich bei starken Winden jene Tiere sich überhaupt nicht in die Luft erhoben, sondern am Boden blieben und so durch erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs eine Verkümmерung bewirkt wurde. Das Maulwurfsauge kann durch Sand leicht erkranken, weshalb Selektion die Verkleinerung begünstigt. Das Prinzip gilt für aktive und passive Anpassung, ist aber sehr wahrscheinlich nur von ganz untergeordneter Bedeutung, weil die rudimentären Organe sehr selten direkt schädlich wirken, wie dies ja vom Blinddarmfortsatz (*Appendix vermiformis*) des Menschen und seltener auch vom Weisheitszahn bekannt ist. Aber selbst wenn sie schädlich sind, wird man nicht annehmen können, daß der Schaden mit zunehmender Reduktion des Organs wächst, so daß die umgekehrte Selektion zum völligen Schwunde führen könnte. Im Gegenteil, sobald die Rückbildung einen gewissen Grad erreicht hat, wird das betreffende Gebilde damit zu einem harmlosen und indifferenten Merkmal. Der völlige Schwund kann also nicht auf diesem Prinzip beruhen.

Als Ergebnis dieser Untersuchungen stellen wir fest, daß die neodarwinistischen Versuche zur Erklärung einer langsamen Rudimentation einer kritischen Prüfung nicht Stand halten. Wir sind daher angewiesen auf die

früher (siehe S. 213) aus der Tatsache der »simultanen korrelativen Variabilität« erschlossen. Wem diese Auffassung nicht zusagt, muß die Flügelreduktion erklären durch Ökonomie der Ernährung.

2. Erbliche Wirkung ungünstiger äußerer (eventuell auch innerer) Verhältnisse. So wie äußere Faktoren (Nahrung, Klima usw.) ein Organ begünstigen können, so können sie auch einen schädigenden Einfluß ausüben und bei einer durch Generationen hindurch andauernden erblichen Wirkung (Orthogenesis) zur Rudimentation führen. Beispiele: weicher Abdominalpanzer bei *Pagurus*, weil die Haut des prall mit Blut gefüllten Hinterleibs beständig gedehnt wird, Rückbildung des Pigments bei Hohlentieren durch Lichtmangel, der Lunge der Schlangen und des Genitalapparats der Vögel auf der einen Körperseite infolge von Raummangel, vielleicht auch Verlust des Haarkleids der Wale infolge direkter Beeinflussung der Haut durch das Wasser. Zahlreiche andre passive Anpassungen können auf diesem Wege rudimentär, wie auch indifferente Bildungen zum Schwund gebracht werden.

3. Erbliche Wirkung der Ökonomie der Ernährung. Jeder Organismus verfügt nur über ein gewisses Quantum von Bildungskraft und Nahrmaterial. Sobald nun ein Organ durch anhaltenden Gebrauch oder durch andauernde äußere Reize, oder durch innere Reize irgendwelcher Art zu starkerem Wachstum angeregt und dadurch vergrößert wird, entzieht es benachbarten Organen die nötige Nahrung und bewirkt dadurch korrelativ deren Verkleinerung. Zahllose Beispiele hierfür liefert das Skelett der Wirbeltiere, namentlich dasjenige der Extremitäten. Ich erinnere an die Hand von *Myrmecophaga jubata*, bei der zwei riesige Krallen jederseits eingefaßt werden von einer kleinen, an den Känguruuhfuß, bei dem die fünfte und besonders die vierte Zehe groß, die zweite und dritte sehr klein sind (Fig. 75), an den Fuß der Frösche, welcher trotz der fünf Zehen nur die Tarsaha 1—3 aufweist, während 4 und 5 durch das außerordentliche Wachstum des Tibiale und Fibulare unterdrückt worden sind, und an den Pferdefuß (Fig. 76) mit stark entwickelter dritter Zehe, während 2 und 4 zu »Griffelbeinen« reduziert sind. Bei vielen guten Fliegern unter den Vogeln hat die Crista sterni sich so vergrößert und so viel Kalk in Anspruch genommen, daß im eigentlichen Sternum hauige Partien oder Fenster entstanden sind. Huhner mit

und Sinnesorgane<sup>1</sup> geschehen ist. Es ist aber nicht möglich, die Rückbildung der Flügel der weiblichen Frostspanner (Fig. 78) direkt durch Nichtgebrauch zu erklären, da diese als starre tote Anhänge<sup>2</sup> an eine bestimmte Größe gebunden sind und diese beibehalten, gleichgültig, ob sie gebraucht oder nicht gebraucht werden. Jedoch könnte indirekt der Nichtgebrauch in diesem Sinne gewirkt haben, indem er die im Thorax gelegenen Flügelmuskeln und die in den Flügel eintretenden Nerven rückbildete, was dann deren Determinanten im Keimplasma zur Rudi-

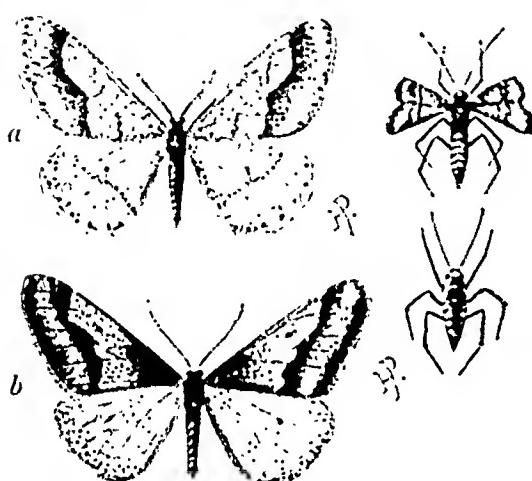


Fig. 78. Frostspanner. Die Weibchen mit verkümmerten oder fehlenden Flügeln. *a* *Hybernia marginaria*, *b* *Hybernia defoliaria*.  
Natürl. Größe. (Original.)

mentation zwang und vielleicht weiter korrelativ auf die übrigen Flügeldeterminanten in demselben Sinne einwirkte. Der Nichtgebrauch selbst ist als eine Folge der Größenzunahme des Ovars anzusehen, wodurch der Hinterleib so schwer wurde, daß das Tier die Anstrengung des Fliegens vernied. Eine derartige, besonders fruchtbare Rasse mußte schon aus diesem Grunde zur herrschenden werden, wobei es dahingestellt bleiben mag, ob günstigere Ernährung oder eine zu-

fällige blastogene Variation die Ursache des Wachstums der Keimdrüse war. Ich mache also hier die Hilfsannahme, daß bei den Frostspannern ausnahmsweise die verschiedenen Determinanten des Flügels im Keimplasma sich korrelativ beeinflussen, und daß daher alle zur Rückbildung neigen, wenn ein Teil derselben durch den Nichtgebrauch des Determinats zur Verkümmierung gezwungen wird. Ein solches Korrelationsverhältnis zusammengehöriger Determinanten haben wir schon

<sup>1</sup> Wenn die Augen mancher Höhlen- und Tiefseetiere nicht rückgebildet sind, so kann dies daran liegen, daß sie in der Jugend dem Lichte mehr oder weniger ausgesetzt sind.

<sup>2</sup> Ein Schmetterlingsflügel kann in seiner Hauptmasse als tot gelten, auch wenn noch einzelne lebende Zellen und Nerven in ihm vorhanden sind.

rückgebildet haben, weil die Ovarien einen Überschuß an Nahrung beanspruchen, etwas skeptisch gegenüber und halte die obige (siehe S. 366) Erklärung für richtiger.

Das Prinzip der Ökonomie der Ernährung gilt für aktive und passive Anpassungen und natürlich auch für indifferente Merkmale. Hierher gehört auch der folgende eigentümliche Fall, den man leicht fälschlich auf Panmixie zurückführen könnte. Wenn ein Mollusk seine Schale, also ein totes Gebilde, im Laufe der Stammesgeschichte rückbildet, so geschieht dies in der Regel mit Hilfe von Mantellappen, welche sich über die Schale hinüberlegen und sie mehr oder weniger zu einer inneren machen. Hierdurch scheint so viel Kraft absorbiert zu werden, daß korrelativ eine Verkleinerung der Schale erfolgt, indem weniger Kalk zur Ausscheidung gelangt.

---

Erlöschen der Vererbungskraft rudimentärer Organe. Von den hier geschilderten vier Erklärungsprinzipien der langsamen Rückbildung ist die umgekehrte Selektion so selten, daß sie für allgemeine Erörterungen nicht weiter in Betracht kommt. Nichtgebrauch, Wachstumhemmende äußere oder innere Faktoren und Untereinährung sind also die drei Mittel, welche zunächst im Individuum die Rückbildung eines Organs veranlassen, dabei aber zugleich den Vererbungsmechanismus desselben und damit die Phylogenie der Art beeinflussen. Daß die Rudimentation ein phyletischer Prozeß ist, ist an sich klar, da sie sich über unzählige Generationen erstreckt; es wird aber auch bewiesen durch das eigenartige ontogenetische Verhalten rudimentärer Organe. Hierüber haben die schonen Untersuchungen des so früh verstorbenen Mchnert (1897, 1898) wertvolle Aufschlüsse gebracht, welcher zeigte, daß zwei Vorgänge in der Ontogenie der rudimentären Organe nebeneinander sich abspielen, die Abbreviation und die Retardation. Die Abbreviation besteht in einer Abkürzung und Vereinfachung der Organogenese. Sie zeigt sich erstens in frühzeitigem Aufhören des Wachstums, wodurch das rudimentäre Organ sehr klein und gleichsam auf einer kindlichen Stufe stehen bleibt (*Afteklaue an den Füßen der Wiederkauer, Apteryx-Flugel (Fig. 79—81)*; zweitens darin, daß das Organ auf einer

Federbüschchen und Bärten haben nur kleine Kämme und Lappen, und die Pfauentaube hat wahrscheinlich infolge der starken Entwicklung der Schwanzfedern die Bürzeldrüse verloren. In allen solchen Fällen liegt es sehr nahe, die progressive Entwicklung gewisser Teile als die Ursache der Rückbildung der benachbarten Elemente anzuschreiben. Ich möchte dieses Prinzip jedoch nur auf nahe beieinander liegende und daher gleichsam auf denselben Nahrungsstrom angewiesene Organe anwenden, aber nicht auf entfernte. Wenn die Ohren eines Säugers größer werden, während der Schwanz sich gleichzeitig verkleinert, so ist es sehr gewagt, beide Tatsachen in Korrelation zu stellen, denn das Plus an Nahrung, welches den ersteren zugute kommt, muß sich auf sämtliche übrigen Organe verteilen und für jedes einzelne zu einem kaum nachweisbaren Unterschied führen. Wenn dieses Defizit sich auf ein abgelegenes Organ beschränkt, so liegt darin der Beweis, daß hier noch weitere Ursachen<sup>1</sup> im Spiele sind, denn, abgesehen von krankhaften Zuständen, finden sich im Blute immer so viele Nahrungsstoffe, daß jedes Organ zu seinem Rechte kommen kann, wenn es nur die Nahrung nicht verschmäht, und daß sogar Fett und andre Reservekörper, welche nicht direkt nötig sind, aufgespeichert werden. Kennel (1901, S. 230) meint zwar, man könne dieses Prinzip auf zwei weit voneinander liegende Organe anwenden, weil die an einer Stelle verschmähte Nahrung gleichsam herrenlos im Blute umherirre und an jeder beliebigen andern Stelle verbraucht werden könne. Diese Möglichkeit ist ohne weiteres zuzugeben, im konkreten Falle ist aber mit dieser Erklärung wenig anzufangen, denn es wird immer darauf ankommen, nachzuweisen, warum ein sich rückbildendes Organ weniger Nahrung erhält. Bei benachbarten Organen ist dieser Nachweis zu erbringen für den Fall, daß das nebenliegende und intensiv gereizte Organ fast alle Nahrung an sich reißt, bei entfernten nicht. Daher befriedigt dieses Prinzip nur für erstere. Aus diesem Grunde stehe ich der Annahme, daß die Flügel der weiblichen Frostspanner sich

---

<sup>1</sup> Wenn z. B. Tornier (S. B. Ges. nat. Freunde, Berlin, 1904, Nr. 7) beobachtete, daß doppelschwänzige *Axolotl* sehr verkümmerte Geschlechtsorgane besaßen, so sehe ich hierin nur den hemmenden Einfluß der Operation auf die bekanntlich sehr empfindlichen Genitalia, aber nicht einen Beweis dafür, daß der zweite Schwanz jenen Organen die Nahrung entzog.

ihr Effekt sich aber im Laufe der Generationen summieren kann, müssen wir ihnen die Fähigkeit zuschreiben, das Keimplasma derart zu beeinflussen, daß die Ontogenie vereinfacht oder verlangsamt wird. In den meisten Fällen scheint dieser Einfluß in jeder Generation ein äußerst geringer zu sein, denn sonst würden die Rudimente von Organen nicht in so großer Zahl und mit solcher Zahigkeit angelegt werden. Die Veränderungen, welche jene Prinzipien am Vererbungsmechanismus hervorrufen, äußern sich also in einer Vereinfachung und Verlangsamung der Ontogenie der rudimentären Organe, weshalb ich sie als »Erlöschen der

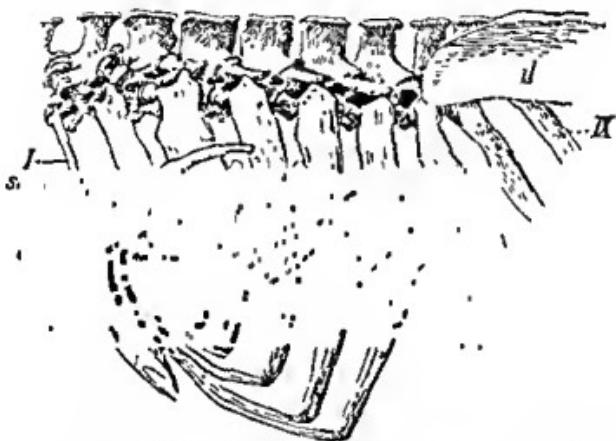


Fig. 80. *Apteryx australis*, Kiwi. Brustkorb mit Flugelskelett. *st* Darmbein, *I* erste, *IX* neunte Rippe, *scap* Schulterblatt; *cor* Coracoid; *ster* Brustbein, *hum* Oberarm; *unc* Hakensfortsatz.  $\frac{2}{3}$  naturl. Größe. (Original.)

Vererbungskraft« zusammenfasse. Unter Erlöschen der Vererbungskraft verstehe ich demnach kein besonderes Prinzip, welches durch sich selbst die Verkümmерung von Organen bewirkt, sondern es ist nur die allgemeine Formel, in die sich die Wirkung der Hauptursachen der individuellen Rudimentation (Nichtgebrauch, ungünstige äußere bzw. innere Einflüsse, Nahrungsökonomie) auf die Vererbung und damit auf die phyletische Rudimentation zusammenfassen läßt. Wenn Romanes (1895, S. 337) von einer aus inneren Gründen stets abnehmenden Vererbungsmacht spricht, so scheint mir dies eine zurzeit ganz willkürliche Annahme zu sein. Wenn das Gesagte richtig ist, so muß daraus zu erschließen sein, warum einzelne Organe rasch verschwinden, während

früheren histologischen bzw. embryologischen Stufe verharrt (ursprünglich knöcherne Skeletteile erreichen nur das Knorpelstadium, das Auge von *Proteus* steht auf der Stufe des sekundären Augenbechers; die Linse von *Talpa* erreicht nicht denselben Ausbildungsgrad wie bei verwandten Säugern); drittens in einer Involution, d. h. einer Rückbildung am Schlusse der Ontogenie (Rückbildung der Thymus des Menschen während der Jugendzeit, die Linse wird im Auge von *Proteus*

angelegt, aber später wieder reduziert). Die Retardation gibt sich kund in spätem Auftreten der ersten Anlage des Organs (der Weisheitszahn besteht noch im vierten Lebensjahre aus einer leichten Verdickung des Zahnteilstenendes) und in einer Verlangsamung der histologischen Differenzierung und überhaupt des ganzen Wachstums. Eine Hinausschiebung der ersten Anlage wird übrigens nach Peter (1910) bei manchen ru-



Fig. 79. *Apteryx australis*, Kiwi. Flügel von der Innenseite gesehen, mit winzigen Schwungfedern, aber sehr deutlicher Kralle. Natürl. Größe. (Original.)

dimentären Organen vermisst, so beim Jacobsonschen Organ des Menschen, bei den Urnierenglomeruli verschiedener Amnioten und bei der Linse des Maulwurfs; sie ist also nicht so wesentlich wie die Abbreviationsvorgänge. Die Rudimentation, die Verkleinerung der Organe eventuell bis zum völligen Schwund, ist ein phylogenetischer Prozeß, der wie alle phyletischen Veränderungen durch den Vererbungsmechanismus bedingt wird. Die oben genannten drei Prinzipien: Nichtgebrauch, äußere (innere) schädigende Faktoren und Ökonomie der Ernährung bewirken den Rückschritt in den einzelnen Individuen; damit

ihr Effekt sich aber im Laufe der Generationen summieren kann, müssen wir ihnen die Fähigkeit zuschreiben, das Keimplasma derart zu beeinflussen, daß die Ontogenie vereinfacht oder verlangsamt wird. In den meisten Fällen scheint dieser Einfluß in jeder Generation ein äußerst geringer zu sein, denn sonst würden die Rudimente von Organen nicht in so großer Zahl und mit solcher Zahigkeit angelegt werden. Die Veränderungen, welche jene Prinzipien am Vererbungsmechanismus hervorrufen, äußern sich also in einer Vereinfachung und Verlangsamung der Ontogenie der rudimentären Organe, weshalb ich sie als »Erlöschen der

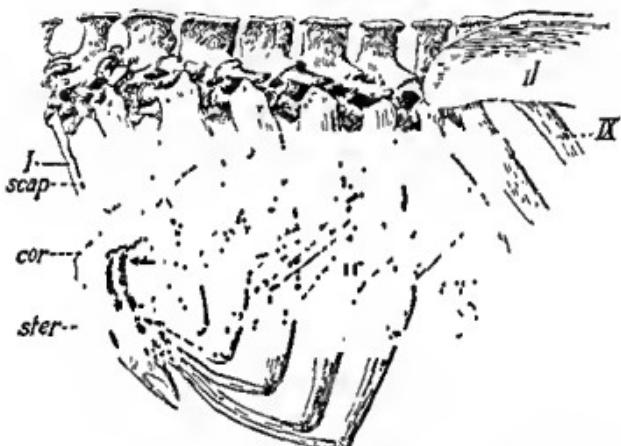


Fig. 80 *Apteryx australis*, Kiwi. Brustkorb mit Flügelskelett. *1* Darmbein, *I* erste, *IX* neunte Rippe; *scap* Schulterblatt; *cor* Coracoid, *ster* Brustbein; *hum* Oberarm, *unc* Hakenfortsatz.  $\frac{2}{3}$  natürl. Größe. (Original)

Vererbungskraft « zusammenfasse. Unter Erlöschen der Vererbungskraft verstehe ich demnach kein besonderes Prinzip, welches durch sich selbst die Verkümmерung von Organen bewirkt, sondern es ist nur die allgemeine Formel, in die sich die Wirkung der Hauptursachen der individuellen Rudimentation (Nichtgebrauch, ungünstige äußere bzw. innere Einflüsse, Nahrungsökonomie) auf die Vererbung und damit auf die phyletische Rudimentation zusammenfassen läßt. Wenn Romanes (1895, S. 337) von einer aus inneren Gründen stets abnehmenden Vererbungsmacht spricht, so scheint mir dies eine zurzeit ganz willkürliche Annahme zu sein. Wenn das Gesagte richtig ist, so muß daraus zu erschließen sein, warum einzelne Organe rasch verschwinden, während

andere als Rudimente festgehalten werden und anscheinend nicht unter eine gewisse Minimalgröße hinabsinken. Im erstenen Falle werden jene Prinzipien, einzeln oder mehrere, andauernd in den Generationen bis zum vollständigen Schwunde gewirkt haben, im letzteren drückten sie das betreffende Organ auf eine gewisse Stufe hinab, aber dann entzog es sich ihrer weiteren Beeinflussung. Wenn ein Prosobranchier sich an das Landleben anpaßt, so verschwindet, wie die Heliciniden, Cyclophoriden und Pulmonaten beweisen, das Osphradium (Geruchsorgan der Mantelhöhle) fast ausnahmslos vollständig, weil sich in der Mantelhöhle die Lunge entwickelt und alle für diese Region verfügbare Kraft beansprucht.

Wenn viele Laufvögel die Hinterzehe vollständig verloren haben, weil nur die vorderen den Boden berührten, so werden zuerst Nichtgebrauch und später Ökonomie der Ernährung andauernd eingewirkt haben. Bei den Beckenknochen der Wale aber liegt die Sache anders. Nichtgebrauch kann ein aktives Organ nur eine gewisse Stufe hinabdrücken, weil dasselbe dann den Charakter eines passiven Organs annimmt. Dieses Stadium ist bei den Walen erreicht worden, und die andern Prinzipien kommen nicht zur Geltung: der Nahrungsüberschuß, das Fehlen eines benachbarten, in progressiver Entwicklung befindlichen Organs und der Mangel schädigender äußerer Faktoren bedingen gegenwärtig einen Stillstand in der Rudimentation (Fig. 6, S. 17).

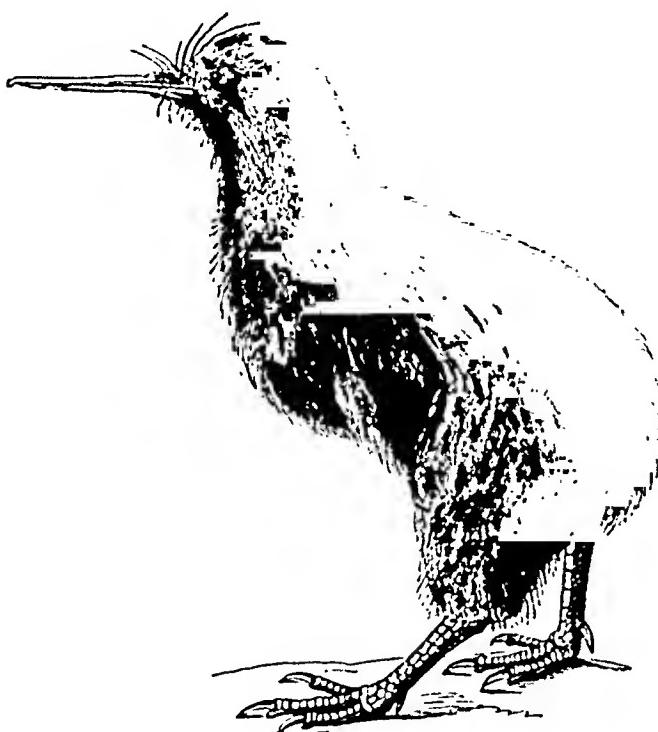


Fig. 81. *Apteryx australis*, Shaw, Kiwi.  
 $\frac{1}{6}$  natürliche Größe.

ernd eingewirkt haben. Bei den Beckenknochen der Wale aber liegt die Sache anders. Nichtgebrauch kann ein aktives Organ nur eine gewisse Stufe hinabdrücken, weil dasselbe dann den Charakter eines passiven Organs annimmt. Dieses Stadium ist bei den Walen erreicht worden, und die andern Prinzipien kommen nicht zur Geltung: der Nahrungsüberschuß, das Fehlen eines benachbarten, in progressiver Entwicklung befindlichen Organs und der Mangel schädigender äußerer Faktoren bedingen gegenwärtig einen Stillstand in der Rudimentation (Fig. 6, S. 17).

### B. Plötzliche Unterdrückung oder Rudimentation eines Charakters.

Bei Besprechung der Bedeutung, welche die diskontinuierlichen Abänderungen für die Abstammungslehre haben, habe ich (S. 173) auf die regressiven Variationen mit plötzlichem sprungartigem Ausfall einer Eigenschaft aufmerksam gemacht und eine Anzahl Beispiele genannt (Albinismus, hornlose Rinder und Schafe, schwanzlose Katzen und Hunde usw.). Dieser plötzliche Verlust eines Merkmals hat mit der langsamen Rudimentation offenbar nichts gemein; er muß auf einer plötzlichen Veränderung des Keimplasmas, auf einer blastogenen Variation beruhen, wodurch der Erbfaktor jenes Merkmals unterdrückt wird, denn solche »Verlustmutationen« (s. Vbgl. § 61, 2) verhalten sich rezessiv und pflegen bei Kreuzung unter sich den Ausfall der Eigenschaft getreu zu vererben. Anderseits bewirken Nichtgebrauch, ungünstige Faktoren der Außenwelt und Unterernährung infolge der Nachbarschaft eines stark wachsenden Organs, also die Ursachen der langsamen Rückbildung, zunächst somatische Veränderungen, die aber später auf das Keimplasma übertragen werden. Trotz ihrer inneren Wesensverschiedenheit sind beide Prozesse nicht immer scharf zu trennen, weil nämlich der plötzlich unterdrückte Erbfaktor sehr häufig in einer späteren Generation wieder zum Vorschein kommt und ein rudimentäres Organ hervorruft. In einer Herde von hornlosen Rindern oder Schafen pflegen immer einzelne Tiere rudimentäre Hörner zu besitzen, auch wenn sie rein unter sich gekreuzt werden. Solche Atavismen beweisen, daß beim Ausfall eines Organs die betreffende Determinante nicht völlig aus dem Keimplasma verschwindet, sondern daß sie nur »latent« wird. Zuweilen beseitigt die Sprungvariation das Organ nicht vollständig, sondern läßt noch ein Rudiment bestehen, z. B. wenn eine stummelschwanzige Katze (vgl. Kennel [1901]) oder ein ebensolcher Hund von normalen Eltern geworfen wird, oder wenn Nackthunde noch einige Haare auf dem Scheitel, an der Schwanzspitze und an den Zeben haben. Schon Darwin kannte den doppelten Weg der langsamen und der plötzlichen Rückbildung und wußte auch, daß der letztere Modus ein verhältnismäßig seltener Ausnahmefall ist. So schreibt er z.B. (Var. II, S. 474): »Bei domestizierten Erzeugnissen werden Organe zuweilen durch Fehlschlägen rudimentar;

wir haben aber keinen Grund, zu vermuten, daß dies je nach bloßem Nichtgebrauch erfolgt. Bei natürlichen Arten aber scheinen im Gegen teil Organe durch Nichtgebrauch rudimentär gemacht worden zu sein in Verbindung mit dem Prinzip der Ökonomie des Wachstums und nach dem hypothetischen im letzten Kapitel erörterten Prinzip, nämlich nach der endlichen Zerstörung der Keime oder Keimchen<sup>1</sup> solcher nutzlosen Teile.«

**Zusammenfassung.** Als Resultat unsrer Untersuchung ergibt sich, daß die neodarwinistischen Prinzipien zur Erklärung der langsamen Rückbildung und des schließlichen Verschwindens der Organe: schädigende Reize, welche auf das Keimplasma ausgeübt werden, Panmixie, Germinalselektion und umgekehrte Selektion nicht ausreichen. Die umgekehrte Selektion kommt zwar vor, ist aber zu selten, um eine allgemeine Bedeutung zu besitzen. So sind wir zur Erklärung der phyletischen Rudimentation angewiesen auf Reize, welche durch die Lebenstätigkeit auf das Soma ausgeübt werden und später erblich werden, auf Nichtgebrauch, schädigende Beeinflussung der Organe und auf die Ökonomie der Ernährung, welche sich darin äußert, daß die sich progressiv weiter entwickelnden Körperteile andern in der Nähe befindlichen und weniger aktiven Organen die Nahrung entziehen. Die rudimentären Organe sind demnach nicht nur eine der glänzendsten Stützen der Deszendenzlehre, sondern sie haben gegenwärtig eine besondere theoretische Bedeutung, weil sie die Unhaltbarkeit der Weismannschen Vererbungslehre dartun.

#### **4. Weismanns Hypothese der Germinalselektion.**

Weismann hat 1895 in seiner Schrift »Neue Gedanken zur Vererbungsfrage« eine Hypothese aufgestellt, die er in demselben Jahre auf dem Internationalen Zoologenkongreß in Leyden (publiziert 1896) unter der Bezeichnung »Über Germinalselektion« weiter ausgebaut

---

<sup>1</sup> Darwin denkt hier an seine Pangenesistheorie.

hat. Ihr Zweck ist die Rehabilitierung des Selektionsprinzips. Sie soll alle Einwände und Bedenken, welche gegen die Selektionslehre erlioben werden können, beseitigen und der Zauberstab sein, welcher alle Schwierigkeiten aus dem Wege räumt. Ihre Kraft soll sich nach vier Richtungen hin bewähren. Sie soll erstens erklären, wie durch Panmixie nicht allein Degeneration, sondern auch Rudimentation eintritt; zweitens warum die jeweilig für die Vervollkommenung einer Anpassung nötigen Variationen immer da sind; drittens wodurch Koaptation zustande kommt; viertens, warum sich Variationen orthogenetisch nach einer bestimmten Richtung weiter entwickeln können, ohne daß Personalselektion von Stufe zu Stufe einzugreifen braucht. In der Buchausgabe seines Vortrags nennt Weismann die Germinalselektion direkt »eine Quelle bestimmt gerichteter Variation«. In den 1902 erschienenen »Vorlagen über Deszendenzlehre« (Bd. II; 25., 26. Vortrag) hat er die Wirkungssphäre der Germinalselektion noch weiter ausgedehnt und aus ihr eine Erklärung der Mißbildungen, der exzessiven Organe, der sprungweise auftretenden Spielvariationen, der plötzlich erscheinenden Sexualcharaktere, der spezifischen Talente und noch von anderm mehr abgeleitet. Sie ist jetzt nach dem Ausbau der Determinantenlehre der Kernpunkt aller seiner Spekulationen geworden und stellt den Schlüssestein in dem kühnen Gebäude seiner Hypothesen dar. Daß er selbst diese Anschauung vertritt, geht aus dem Satze hervor, mit welchem er in dem »Goldenen Buche des deutschen Volkes«, das zur Jahrhundertwende erschien, sein Bildnis geschmückt hat: »Wenn auch das Prinzip der Selektion in einfachster Weise das Rätsel der Zweckmäßigkeits aller Entstehenden zu lösen schien, so zeigte sich doch im Verlaufe der weiteren Durcharbeitung des Problems immer deutlicher, daß man mit ihm, in seiner ursprünglichen Beschränkung wenigstens, nicht ausreicht.«

Im Prinzip deckt sich die Theorie mit dem »Kampf der Moleküle« von Roux, nur daß sich bei Weismann dieser Kampf nicht in allen Zellen, sondern nur in dem Keimplasma der Keimzellen zwischen den verschiedenen »Determinanten« abspielt. Mancher Einwand, den ich oben gegen Roux gemacht habe, ist daher auch hier am Platze. Nach der Determinantentheorie »ist jeder selbständig und erblich variable Teil im Keim durch eine ‚Determinante‘, d. h. eine ihn bestimmende

Gruppe von Lebenseinheiten vertreten, deren Größe und Assimilationskraft der Größe und Stärke des betreffenden Teiles entspricht. Diese Determinanten vermehren sich, wie alle Lebenseinheiten, durch Wachstum und Teilung, und sie müssen sich in jedem Individuum stark vermehren, um so stärker, je zahlreichere Keimzellen dasselbe hervorbringt» (1896, S. 51), denn jede Keimzelle erhält von jeder Determinantenart ein Exemplar. Hierbei findet nun ein Kampf der Determinanten um die Nahrung statt. Die kräftigsten ziehen am meisten Nahrung an und liefern deshalb die größten Organe, wobei die schwächeren Determinanten immer mehr benachteiligt werden und schließlich zugrunde gehen, was natürlich eine entsprechende Rückbildung und endlich Schwund der zugehörigen Organe zur Folge hat. Die Organe der kräftigsten und freßgierigsten Determinanten müssen demnach von Generation zu Generation größer, diejenigen der schwächeren Determinanten entsprechend kleiner werden. Die Personalselektion der natürlichen Zuchtwahl braucht deshalb nicht beständig einzutreten; es genügt, wenn sie diesen Prozeß nach einer bestimmten Richtung in Gang gebracht hat. »Denn sobald Personalselektion die stärkeren Variationen einer Determinante begünstigt, diese also nach und nach im Keimplasma der Art vorherrschen, so müssen dieselben auch dazu neigen, noch stärker nach der Plusseite zu variieren, nicht bloß deshalb, weil der Nullpunkt weiter nach aufwärts gerückt ist (nämlich durch die Elimination der minderwertigen Variationen im Kampf ums Dasein), sondern weil sie selbst jetzt ihren Nachbarn relativ stärker gegenüberstehen, also aktiv mehr Nahrung an sich ziehen, und im ganzen stärker wachsen und kräftigere Nachkommen erzielen. Es wird also aus den Kraftverhältnissen zwischen den Teilen des Keimplasmas selbst schon eine aufsteigende Richtung der Variation hervorgehen, ganz so, wie sie die Umwandlungstatsachen verlangen» (1896, S. 55). In den »Vorträgen über Deszendenzlehre« betont Weismann wiederholt, daß es die Zufälligkeiten der Nahrungs-zufuhr sind, welche die wechselnde Ernährung der Determinanten bedingen. »Dergleichen Unregelmäßigkeiten und Ungleichheiten nun werden wir in den kleinsten, für uns unkontrollierbaren Verhältnissen des Keimplasmas ebenfalls voraussetzen dürfen, und die Folge derselben wird eine jeweilige leise Verschiebung des Größen- und Stärkegleich-

gewichts des Determinantensystems sein; denn die schwächer ernährten Determinanten werden langsamer wachsen, geringere Größe und Stärke erreichen und sich langsamer vermehren« (1902, II; S. 132). Ist nun eine Determinante durch geringere Nahrungszufuhr geschwacht, so vermindert sich auch ihre Assimulationskraft. »So muß also im Verlaufe der Vermehrung der Keimzellen die schwächer arbeitende Determinante *A* nach und nach, wenn auch sehr langsam, immer schwächer, d. h. immer weniger assimulationskräftig werden, vorausgesetzt, daß der intragerminale Nahrungsstrom an der betreffenden Stelle nicht etwa wieder ein starkerer wird« (S. 133). Diese Schwankungen des Gleichgewichts des Determinantensystems sollen erstens die Wurzel aller erblichen Variation sein, und zweitens veranlassen, daß Organe im Laufe der Generationen langsam an Größe zunehmen oder abnehmen, also orthogenetisch sich progressiv oder regressiv umgestalten. »Der Grund, warum solche Variationsbewegungen sich fortsetzen müssen, bis sie auf Widerstand stoßen, liegt darin, daß jede zufällige, d. h. durch bloße passive Nahrungsschwankung veranlaßte Auf- oder Abwärtsbewegung einer Determinante diese zugleich starkt oder schwächt, sie also die Nahrung noch starker oder noch schwächer als vorher anzuziehen befähigt; in eisterein Falle wird sich ein immer stärkerer Nahrungsstrom gegen sie hin bilden, im letzteren werden ihr die Nachbardeterminanten von allen Seiten her in steigernder Progression mehr Nahrung entziehen; im eisteren wird sie so lange immer starker werden, als sie den Nahrungsstrom noch starker auf sich lenken kann, im letzteren wird sie so lange schwächer werden, bis sie überhaupt verschwindet« (S. 134). Eine progressive Bewegung kann zum Stillstand gebracht werden, indem entweder die Nachbardeterminanten durch ihre eignen Ausprüche ein weiteres Anwachsen von *A* verhindern, oder indem das von *A* abhängige Determinat über das Maß des Zweckmäßigen sich vergrößert und nun Personalselektion eingreift und alle Träger solcher Determinanten ausrottet.

Gegen diese Hypothese lassen sich sehr gewichtige Einwürfe erheben. Ich halte sie für gänzlich verfehlt, da sie von ganz unhaltbaren Voraussetzungen ausgeht, und muß gestehen, daß ich eher die ganze Selektionslehre über Bord werfen, als sie auf Germinal selektion, so wie Weismann

es will, aufbauen würde. Meines Wissens haben nur Emery (1897) und besonders Müller de la Fuente (1905) sich ausführlich für diese Hypothese ausgesprochen, während Ammon (1896) und Wallace sie akzeptiert haben, aber ohne nähere Begründung. Emery (1897) meint sogar, die Germinalselektion habe den ersten Anstoß von der Personalselektion nicht nötig. Sie könne ganz unabhängig von dieser auftreten und eventuell zu exzessiven schädlichen Bildungen führen, wenn nämlich andauernde äußere Faktoren die Determinanten in bestimmter Weise durch Generationen beeinflussen. Hiermit überträgt Emery eine orthogenetische Entwicklung auf die Determinanten, wogegen ich nichts einzuwenden habe, denn er sagt damit im Grunde nur, daß äußere Verhältnisse akkumulierend wirken können. Emerys Gedanken scheinen auf Weismann eingewirkt zu haben, denn in den »Vorträgen« spricht er nicht mehr davon, daß Personalselektion den Anstoß zu einer bestimmt gerichteten Variation des Keimplasmas gibt, sondern die zufälligen Nahrungsschwankungen veranlassen den Prozeß und setzen ihn so lange fort, bis die Personalselektion eventuell eingreift. Weiter gibt er zu, daß gewisse äußere Faktoren (Temperatur, Ernährung) alle homologen<sup>1</sup> Determinanten in gleicher Weise abändern und dadurch alle Individuen in gleicher Weise umgestalten können, z. B. bei klimatischen Varietäten. Er nennt diese Form der Keimesänderung »induzierte Germinalselektion« und stellt sie der »spontanen« gegenüber, welche allein auf intragerminalen Schwankungen des Nahrungsstroms beruht. Es ist klar, daß eine »induzierte Germinalselektion« eine *Contradictio in adjecto* ist, denn die für den betreffenden Reiz empfänglichen Determinanten *A* werden in allen Eizellen etwas verändert und liefern etwas veränderte Individuen, aber hierdurch braucht das Verhältnis von *A* zu den übrigen Determinanten sich nicht zu ändern; *A* beansprucht ebensoviel Nahrung wie vorher und beeinflußt daher die übrigen Determinanten nicht, geschweige daß ein solcher Kampf entstünde, daß eine Selektion stattfände. Setzen wir aber den Fall, daß der äußere Faktor einige Determinanten stärkt und andre in dem Grade schwächt, daß sie

---

<sup>1</sup> Homologe Determinanten sind solche, die in verschiedenen Keimzellen sich befinden, aber die gleichen Determinante (Organelemente) hervorrufen.

zugrunde gehen, so würde man nur in übertragenem Sinne von einem Kampfe der Determinanten und einer »Germinalselektion« sprechen können; jedenfalls wäre es richtiger, alle Veränderungen als direkte Folge der veränderten Existenzbedingungen anzusehen.

Im folgenden zähle ich die Bedenken auf, welche meines Erachtens die Hypothese der Germinalselektion unannehmbar machen, wobei ich auch einen Teil der Argumente anfuhe, welche Eimer (1897, S. 77 ff.), Wolff (1896, S. 23 ff.), Spuler (1898) und Kassowitz (1899) gegen sie vorgebracht haben. Neuerdings haben auch E. v. Hartmann (1903, S. 322), Günther (1904, S. 364) und Vogt (1907) sich gegen sie ausgesprochen.

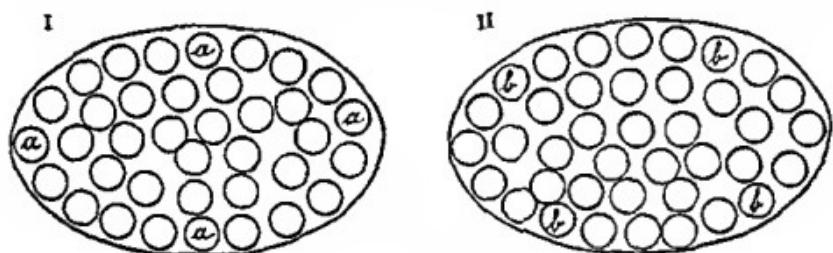


Fig. 82. (Schemata.)

### Einwände gegen Weismanns Germinalselektion.

I. Aus zufälligen Nahrungsschwankungen läßt sich kein orthogenetisches Prinzip ableiten. Weismann macht die unmögliche Annahme, daß die Zufälligkeiten in den Schwankungen des Nahrungsstroms, welche in einer Generation eine Determinante *F* begünstigt haben, so daß sie zu bedeutenderer Größe heranwachsen konnte, auch in den folgenden Generationen wiederkehren und den *F* ermöglichen, sich auf der erreichten Höhe zu halten bzw. noch weiter zu wachsen.

I sei ein Eierstock, dessen Zellen sich teilen und zu Eiern heranreifen. Jedes Ei enthält einen Kern, und in jedem Kern liegt eine Portion Keimplasma mit mehreren »Iden« (Personenanlagen), von denen jedes mit einer vollständigen Garnitur von Determinanten ausgerüstet ist, welche um die verfügbare Nahrung kämpfen. Es ist klar, daß für jedes Ei zunächst die Nahrungszufuhr abhängt von seiner Lage im Ovar, denn die verschiedenen Regionen desselben werden bald mehr,

es will, aufbauen würde. Meines Wissens haben nur Emery (1897) und besonders Müller de la Fuente (1905) sich ausführlich für diese Hypothese ausgesprochen, während Ammon (1896) und Wallace sie akzeptiert haben, aber ohne nähere Begründung. Emery (1897) meint sogar, die Germinalselektion habe den ersten Anstoß von der Personalselektion nicht nötig. Sie könne ganz unabhängig von dieser auftreten und eventuell zu exzessiven schädlichen Bildungen führen, wenn nämlich andauernde äußere Faktoren die Determinanten in bestimmter Weise durch Generationen beeinflussen. Hiermit überträgt Emery eine orthogenetische Entwicklung auf die Determinanten, wogegen ich nichts einzuwenden habe, denn er sagt damit im Grunde nur, daß äußere Verhältnisse akkumulierend wirken können. Emerys Gedanken scheinen auf Weismann eingewirkt zu haben, denn in den »Vorträgen« spricht er nicht mehr davon, daß Personalselektion den Anstoß zu einer bestimmt gerichteten Variation des Keimplasmas gibt, sondern die zufälligen Nahrungsschwankungen veranlassen den Prozeß und setzen ihn so lange fort, bis die Personalselektion eventuell eingreift. Weiter gibt er zu, daß gewisse äußere Faktoren (Temperatur, Ernährung) alle homologen<sup>1</sup> Determinanten in gleicher Weise abändern und dadurch alle Individuen in gleicher Weise umgestalten können, z. B. bei klimatischen Varietäten. Er nennt diese Form der Keimesänderung »induzierte Germinalselektion« und stellt sie der »spontanen« gegenüber, welche allein auf intragerminalen Schwankungen des Nahrungsstroms beruht. Es ist klar, daß eine »induzierte Germinalselektion« eine *Contradictio in adjecto* ist, denn die für den betreffenden Reiz empfänglichen Determinanten *A* werden in allen Eizellen etwas verändert und liefern etwas veränderte Individuen, aber hierdurch braucht das Verhältnis von *A* zu den übrigen Determinanten sich nicht zu ändern; *A* beansprucht ebensoviel Nahrung wie vorher und beeinflußt daher die übrigen Determinanten nicht, geschweige daß ein solcher Kampf entstände, daß eine Selektion stattfände. Setzen wir aber den Fall, daß der äußere Faktor einige Determinanten stärkt und andre in dem Grade schwächt, daß sie

<sup>1</sup> Homologe Determinanten sind solche, die in verschiedenen Keimzellen sich befinden, aber die gleichen Determinante (Organelemente) hervorrufen.

zugrunde gehen, so würde man nur in übertragenem Sinne von einem Kampfe der Determinanten und einer »Germinalselektion« sprechen können; jedenfalls wäre es richtiger, alle Veränderungen als direkte Folge der veränderten Existenzbedingungen anzusehen.

Im folgenden zähle ich die Bedenken auf, welche meines Erachtens die Hypothese der Germinalselektion unannehmbar machen, wobei ich auch einen Teil der Argumente anfühe, welche Eimer (1897, S. 77 ff.), Wolff (1896, S. 23 ff.), Spuler (1898) und Kassowitz (1899) gegen sie vorgebracht haben. Neuerdings haben auch E. v. Hartmann (1903, S. 322), Günther (1904, S. 364) und Vogt (1907) sich gegen sie ausgesprochen.

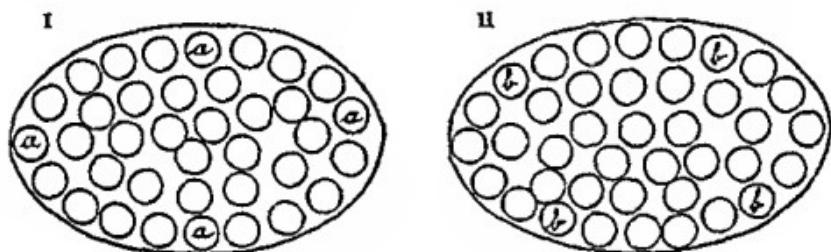


Fig. 82. (Schemata.)

### Einwände gegen Weismanns Germinalselektion.

I. Aus zufälligen Nahrungsschwankungen läßt sich kein orthogenetisches Prinzip ableiten. Weismann macht die unmögliche Annahme, daß die Zufälligkeiten in den Schwankungen des Nahrungsstroms, welche in einer Generation eine Determinante *F* begünstigt haben, so daß sie zu bedeutenderer Größe heranwachsen konnte, auch in den folgenden Generationen wiederkehren und den *F* ermöglichen, sich auf der erreichten Höhe zu halten bzw. noch weiter zu wachsen.

I sei ein Eierstock, dessen Zellen sich teilen und zu Eiern heranreifen. Jedes Ei enthält einen Kern, und in jedem Kern liegt eine Portion Keimplasma mit mehreren »Iden« (Personenanlagen), von denen jedes mit einer vollständigen Garnitur von Determinanten ausgerüstet ist, welche um die verfügbare Nahrung kampfen. Es ist klar, daß für jedes Ei zunächst die Nahrungszufuhr abhängt von seiner Lage im Ovar, denn die verschiedenen Regionen desselben werden bald mehr,

bald weniger vom Blute durchströmt. Eine weitere Variationsquelle wird die Lage der Determinante des betreffenden Organs im Keimplasma sein, sei es, daß diese Lage für jede Determinantenart an sich schwankt oder sei es, daß die Richtung des im Keimplasma zirkulierenden Nahrungsstroms veränderlich ist. Zwei variable Faktoren entscheiden also über das Gedeihen der Determinante  $F$ , welche, wie wir annehmen wollen, die Größe einer Fingerkralle bestimmt: die Lage des Eies im Ovar des Muttertiers und die Lage von  $F$  in dem Keimplasma dieses Eies. Sind beide Situationen sehr günstig, so entsteht ein Tier mit einer besonders großen Kralle; sind sie ungünstig, so wird die Kralle sehr klein. Bei den meisten Eiern wird eine günstige und eine ungünstige Eventualität zusammentreffen, woraus eine mittlere Krallengröße resultieren muß. Ein orthogenetischer Fortschritt, wie ihn Weismann deduzieren will, wäre nun am ehesten denkbar für solche Fälle, in denen beide Situationen günstig ausgefallen sind. Aber selbst für diesen Fall läßt sich eine solche Annahme nicht plausibel machen. In I der umstehenden Fig. 82 seien die vier mit  $\alpha$  bezeichneten Eier solche »Sonntagskinder«, aus denen vier Tiere mit besonders großer Kralle hervorgehen werden. Untersuchen wir nun das Schicksal der nächsten Generation, die also nach Weismann eine weitere Größenzunahme der Kralle in allen Individuen zeigen soll.

II sei ein Eierstock eines dieser vier Tiere. In den Eiern desselben werden sämtliche  $F$ , da sie sich von der Mutterdeterminante  $F$  aus  $\alpha$  ableiten, von Haus aus gut veranlagt sein. Zur Vereinfachung der Analyse und zugunsten der Theorie will ich weiter die sehr unwahrscheinliche Annahme machen, daß diese  $F$  in ihren Keimplasmen ebenso günstig situiert sind, wie die Mutterdeterminante; daß also letztere ihre vorteilhafte Situation gleichsam vererbt hat. Wir brauchen dann nur mit der Variabilität der Nahrungszufuhr innerhalb des Eierstocks zu rechnen. Es sind nun zwei Möglichkeiten denkbar, damit die  $F$  sich auf denselben Höhe wie die Mutterdeterminante halten bzw. über sie hinaus wachsen können. Entweder muß der Nahrungsstrom für sämtliche Eier in II so günstig sein, wie er in I bei  $\alpha$  war. Diese Annahme aber kann unmöglich gemacht werden, denn sie würde einen sehr erheblichen Nahrungszuwachs voraussetzen. Handelt es sich nur um zufällige

Nahrungsschwankungen, so können höchstens einige wenige Stellen, nehmen wir an bei  $b$ , in derselben Weise wie  $a$  in I begünstigt sein. Vielleicht aber fehlen in II diese günstigen Umstände vollständig, und alle  $F$  sinken wieder auf die ursprüngliche Größe zurück, weil das Tier mit Nahrungsmangel zu kämpfen hat. Die zweite Möglichkeit wäre, daß die  $F$  in II, ohne vom Nahrungsstrom besonders begünstigt zu sein, auf Grund ihrer stärkeren Konstitution mehr Nahrung an sich ziehen, was nur auf Kosten der Nachbardeterminanten geschehen könnte. Auch dieses wäre eine rein willkürliche Annahme, denn es wäre ein Widerspruch, für I die begünstigende Ursache in der Ernährung, für II hingegen in einer von der Ernährung unabhängigen Konstitutionskraft zu sehen. Wurde in I die Konstitution durch ein zufälliges Plus von Nahrung gestärkt, so sinkt sie auch sofort, wenn dieses Plus fortfällt. Sie hängt, wie jede organische Eigenschaft, von den äußeren Faktoren ab und steigt oder fällt, je nach der Gunst oder Ungunst derselben. Es ist daher schon etwas gewagt, wie es oben geschah, den  $F$  in II anfanglich dieselbe Assimulationskraft zuzuschreiben, wie der Mutterdeterminante in I, denn das Keimplasma durchläuft so viele Zellen vom Ei  $a$  in I bis zu den Keimzellen in II, und gerät dabei in so wechselnde Ernährungsverhältnisse, daß der Vorsprung der Mutterdeterminante bei den  $F$  in II langst verloren gegangen sein kann. — Aus dem Gesagten folgt: ein orthogenetisches Prinzip läßt sich nie aus zufälligen Nahrungsschwankungen ableiten, zumal wenn sie sich auf zwei voneinander unabhängigen Gebieten, im Ovar und im Keimplasma, abspielen. Diese Schwankungen oszillieren um einen Durchschnittswert bald nach der Plusseite, bald nach Minus, und dasselbe muß für die von ihnen abhängigen Verhältnisse und Größen gelten. Eine konstante Variationsrichtung progressiver oder regressiver Art läßt sich nie auf diese Weise herauskonstruieren. Weismann ist hier in denselben Fehler verfallen, den er bei der Panmixie gemacht hat, als er annahm, daß die zufälligen Variationen nach dem Aufhören der natürlichen Zuchtwahl auf der Minusseite zahlreicher waren als auf der Plusseite und so ein allmähliches Herabsinken der Größe der rudimentären Organe veranlassen könnten. Eine Orthogenese nach oben oder unten ließe sich aus der Germinalselektion nur deduzieren, wenn man ein Prinzip finde, welches dem Eierstock jeder

folgenden Generation eine erhöhte Nahrungszufuhr garantierte. Ein solches Prinzip ist aber nicht bekannt, und wäre es bekannt, so brauchte man die Germinalselektion nicht, sondern könnte einfach schließen, die progressive Nahrungszufuhr käme trotz aller individuellen Schwankungen vornehmlich der Determinante  $F$  zugute.

Weismann hat selbst gefühlt, daß sein orthogenetisches Prinzip zu sehr bedenklichen Konsequenzen führt, daß nämlich unter seiner Herrschaft nie der Eindruck der Konstanz einer Art resultieren könnte, den wir doch in einer Zeitperiode allgemein beobachten. Denn wenn immer die gefräßigsten Determinanten imstande sind, die schwächeren zu verdrängen, so muß dieser Prozeß selbst bei gleichen äußeren Verhältnissen fortschreiten und zu beständiger Veränderung der Art führen. Weismann sieht sich daher gezwungen, zu vermuten, daß das Keimplasma in vielen Fällen ein Vermögen der »Selbstkorrektion« (II, S. 145) besitzt, wodurch leichte Schwankungen in den Nahrungsströmen nach kurzer Zeit in ihr Gegenteil gekehrt werden können, um dem verderblichen lawinenmäßigen Anwachsen gewisser Determinanten vorzubeugen. Damit stürzt Weismann selbst sein künstlich konstruiertes Gebäude wieder um. Wie Günther (1904, S. 364) richtig bemerkt, liegt in dieser Annahme einer Selbstkorrektion ein nicht zu billigendes teleologisches Moment.

2. Wenn die Gefräßigkeit der Determinanten entschiede, so dürften nur große Organe (Determinate) vorhanden sein (Wolff, Eimer, Rignano [1907, S. 231]), denn Weismann hebt ausdrücklich hervor, daß die Größe und Stärke jedes selbständig variierenden Körperteils abhängt von der Größe und Assimulationskraft der Determinante, und kleine Determinanten müßten in dem intragerminalen Kampfe sehr bald unterliegen. Neu auftretende, zuerst sehr kleine Bildungen, würden nie im Laufe der Phylogenie heranwachsen können. Müller de la Fuente (1905, S. 486, 489), der begeisterte Anhänger der Germinalselektion, meint zwar, diese Auffassung der Determinanten sei zu einseitig, denn die Determinanten bestimmten nicht nur die Größe; sondern alle Eigenschaften der Determinate. Das ist richtig, aber er vergißt, daß diese Theorie erfunden wurde, um das allmähliche Kleinerwerden und schließliche Verschwinden der rudimentären Organe, auf welche die Personal-

selektion keinen Einfluß hat, zu erklären durch die Annahme, daß ihre Determinanten immer schlechter ernährt und kleiner wurden. Wenn aber für die nutzlosen Organe diese Beziehung zwischen der Größe des Determinats und der Größe der Determinante besteht, dann muß sie allgemein gelten.

3. Weismann arbeitet mit einem viel zu rohen, zu wenig modifikationsfähigen Prinzip, denn größere oder geringere Freßlust der Determinanten reichen nicht aus, um alle Differenzierungen zu erklären. Durch wechselnde Intensität der Ernährung einer Determinante lassen sich höchstens quantitative Unterschiede erklären, aber nicht die zahllosen Qualitätsänderungen (Eimer). Weismann behauptet jedoch, daß die stärker ernährte Determinante ein leistungsfähigeres Organ erzeugt, was in vielen Fällen eine Änderung der Qualität der Leistung involviert. Weismann selbst hat gezeigt, daß Fliegenmaden, welche mit einem Minimum von Nahrung aufgezogen wurden, zwar kleinere, aber nicht veränderte Imagines lieferten. Obwohl also die ruhenden und die auf der Wanderung zu ihren Determinaten befindlichen Determinanten den denkbar intensivsten Nahrungsschwankungen ausgesetzt wurden, gingen doch die schwächeren nicht zugrunde. Um wieviel weniger können die kleinen zufälligen Hungerperioden, welche im normalen Verlauf des Lebens auftreten, von Bedeutung sein! Qualitative Änderungen können höchstens die Folge einer in ihrer chemischen Zusammensetzung veränderten Nahrung sein. Aber dann tritt »induzierte« Germinalselektion ein, welche, wie ich oben gezeigt habe, mit der »spontanen« nichts gemein hat.

4. Wenn ein Ei zu einem reifen Organismus sich entwickelt hat, so entstehen in ihm wieder zahlreiche Keimzellen mit allen Determinanten: was zur Voraussetzung hat, daß genügend Nahrung für sie vorhanden war. In der Tat ist nicht einzuschätzen, warum z. B. in einem *Apteryx*-Ei mit seinem riesigen Dotterquantum die Determinante des rudimentären Flugels nicht immer genügend ernährt werden, sondern von Generation zu Generation ungünstiger gestellt werden sollte. Es liegt doch viel näher, anzunehmen, daß nur so viel Keimplasmateilungen eintreten, d. h. nur so viel Keimzellen gebildet werden, als auf Grund des einmal vorhandenen Nahrungsquantums möglich sind, daß aber jede Keim-

plasmaportion ihre vollständige Garnitur an ausreichend ernährten Determinanten erhält. Dabei können natürlich einzelne Determinanten etwas besser, andre etwas schlechter wegkommen, und es mögen hieraus Variationen in der Größe der Determinate resultieren. Aber wie ich sub 1 gezeigt habe, können diese Schwankungen nicht durch Generationen hindurch eine Richtung einhalten. — Wie wenig von der Quantität des Nahrungsdotters in einem Ei abhängt, geht auch daraus hervor, daß man ein Ei anstechen und einen Teil austreten lassen kann, ohne daß die Charaktere des Embryos sich ändern.

Mit vorstehenden Ausführungen glaube ich die vollständige Unhaltbarkeit der Hypothese der Germinalselektion nachgewiesen zu haben. Sie beruht auf dem Kardinalirrtum, daß Zufälligkeiten ohne eine höhere Kontrolle zu einem konstant und akkumulierend wirkenden Faktor führen können. Ebensowenig wie die zufälligen individuellen Variationen ohne die Richtschnur der Nützlichkeit bzw. der Auslese eine Steigerung von Charakteren bewirken, oder zufällig durcheinander geschüttelte Buchstaben ohne eine Intelligenz einen geordneten Satz ergeben, ebensowenig können zufällige Nahrungsschwankungen ohne ein richtendes Prinzip eine konstante Variationsrichtung hervorrufen; ein solches aber fehlt der Germinalselektion.

---

## 5. Die Mutationstheorie von de Vries<sup>1</sup>.

### A. Allgemeine Erörterungen.

Die jüngste Form der Deszendenzlehre, welche völlig auf dem Boden des Selektionsprinzips steht, ist die Mutationstheorie des holländischen Botanikers de Vries<sup>2</sup> (1901/03, 1906, 1912). Auch für sie ist der Kampf ums Dasein und die aus ihm resultierende natürliche Auslese der allmächtige Regulator, welcher die Natur beherrscht und alle minderwertigen Abänderungen vernichtet und durch die andauernde Häufung

---

<sup>1</sup> Ein sehr ausführliches Literaturverzeichnis bei Heribert Nilsson 1912.

<sup>2</sup> Man lese z. B., was de Vries (1906, S. 350, 430, 488) über das Selektionsprinzip sagt.

kleiner, oder zuweilen auch größerer nützlicher Variationen die allmähliche Entstehung der Anpassungen verständlich macht. Über den Ursprung der Variationen sagt sie nichts aus, sondern nimmt sie als gegeben hin. Auch darin stimmt de Vries ganz mit Darwin überein, daß die Variationen an sich richtungslos sind, also weder in der Qualität noch in der Quantität eine bestimmte Direktive einhalten, so daß das Ansteigen eines Organs in einer bestimmten Richtung zu immer höherer Vervollkommnung nur dem Eingreifen der Selektion zu danken ist, welche alle Individuen mit zufällig nicht passenden Abänderungen ausmerzt. Die Selektion ist also das richtende Prinzip der Natur und bedingt das Einhalten bestimpter nützlicher Entwicklungsbahnen durch Erhaltung der zufällig begünstigten Individuen, und letztere Erscheinung kommt nicht im Sinne Lamarcks dadurch zustande, daß alle Individuen der betreffenden Art nach der nützlichen Seite abändern, wenn sie durch die äußeren Faktoren in eine Notlage geraten. Weiter schließt sich de Vries an Darwin darin an, daß er dessen Theorie der Erbeinheiten übernimmt. Diese hypothetischen Körperchen, welche Darwin »gemmules«, de Vries »Pangene«<sup>1</sup> und Weismann »Determinanten« nennt, sollen die Vererbungssubstanz zusammensetzen, und jedes von ihnen ruft während der Ontogenie ein bestimmtes Organ oder einen Teil eines solchen hervor. Sie sind also Erreger der erblichen Merkmale, welche den Organismus wie ein Mosaik aufbauen. Von Darwin übernahm de Vries ferner den Gedanken, daß diese Erbeinheiten zeitweilig in einen ruhenden, inaktiven oder »latenten« Zustand übergehen können, wodurch die zugehörigen Merkmale verschwinden, und daß latente Einheiten nach kürzerer oder längerer Frist wieder »aktiv« werden und ihre Merkmale von neuem erzeugen können, wie dies z. B. für einige Fälle von Atavismus angenommen wird. In allen diesen

<sup>1</sup> Darwin (Var. II. Kap. 27) bezeichnete seine Annahme, daß solche »Keimchen« von den Körperzellen nach den Keimzellen wandern und so die somatischen Abänderungen auf die nächste Generation übertragen, als »provisorische Hypothese der Pangenesis«. Hiernach hat de Vries (1889, S. 6) das Wort »Pangene« gebildet, wobei er aber jene »Transporthypothese« ausdrücklich ablehnt; die Pangene sollen nur durch die Kernteilungen auf die verschiedenen Zellen verteilt werden, was de Vries »intrazellulare Pangenesis« nennt.

grundlegenden Anschauungen steht de Vries vollständig auf den Schultern von Darwin, so daß die Mutationstheorie nicht als eine im Prinzip neue Form der Abstammungslehre, sondern nur als eine modifizierte Selektionstheorie angesehen werden kann. Obwohl über diesen Punkt für jeden, der sich nur etwas mit den Schriften von de Vries beschäftigt hat, gar kein Zweifel herischen kann, mußte er doch besonders betont werden, da man die wunderlichsten<sup>1</sup> Anschauungen hierüber lesen kann.

Der Gegensatz zwischen de Vries und Darwin bezieht sich in der Hauptsache auf folgende Probleme.

1. In der Vererbungsfrage ist de Vries strenger Anhänger von Galton und Weismann: jeder erbliche Charakter ist blastogenen Ursprungs, d. h. im Keimplasma durch eine Anlage (Pangen) vertreten. Die während des Lebens erworbenen Veränderungen des Körpers — dieser als Gegensatz zu den Keimzellen aufgefaßt — werden nicht übertragen, doch können natürlich die Einflüsse der Außenwelt und der Ernährung unter Umständen bis zu den Keimdrüsen vordringen und das Keimplasma umgestalten. Darwin hingegen rechnete nicht nur mit ererbten Merkmalen, sondern er war gleichzeitig ein Anhänger Lamarcks und nahm an, daß erworbene Eigenschaften erblich werden können (vgl. S. 6). Um letzteren Vorgang verständlich zu machen, ersann er die Pangenesistheorie, welche annimmt, daß die kleinen Vererbungskörperchen von den Organen des Körpers zu den Keimzellen strömen und hier die somatischen Veränderungen festhalten. Dieses Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften soll uns im nächsten Kapitel näher beschäftigen. Hier genügt die Tatsache, daß de Vries in dieser wichtigen Frage eine engere Auffassung vertritt als Lamarck, Darwin und Haeckel. Man muß ihn daher zu den »Neo-Darwinisten« oder Weismannianern rechnen.

2. Hinsichtlich der Variationen unterscheidet de Vries scharf zwischen Mutationen und Fluktuationen, welch letztere auch individuelle Variationen genannt werden. Nur die Mutationen

---

<sup>1</sup> So behauptet z. B. Driesch (1905, S. 125): »Die neuere ‚Mutationstheorie‘ von de Vries, welche die Veränderungen, unter denen dann ‚Zuchtwahl‘ eventuell ausmerzt, sprungweise geschehen läßt, ist natürlich kein ‚Darwinismus‘.«

sollen für die phyletische Entwicklung in Betracht kommen, während die individuellen Variationen völlig belanglos sind. Erstere können schadlich, indifferent oder nützlich sein, und die natürliche Auslese sorgt dafür, daß nur die letzteren beiden Kategorien erhalten bleiben. Selektion der individuellen fluktuierenden Variationen soll überhaupt nicht zu einem dauernden Erfolge führen, da sie nach Aufhören der Auslese sofort oder in wenigen Generationen wieder zum ursprünglichen Durchschnittswert zurückslagen, sich also nicht erblich erweisen. Anderseits behauptet Darwin, daß die Selektion der individuellen fluktuierenden Variationen das Mittel ist, dessen sich die Natur bedient, um die Vervollkommnung der Lebewesen zu erreichen. Hier scheint sich eine gähnende Kluft zwischen beiden Forschern aufzutun: nach de Vries sind die Fluktuationen für den phyletischen Fortschritt wertlos, und nur die Selektion der Mutationen ist bedeutungsvoll, nach Darwin umgekehrt die Auslese der Fluktuationen. de Vries hat in seinen Schriften diesen Gegensatz der Auffassungen immer wieder nachdrücklichst betont, und er wie seine zahlreichen Anhänger sehen in dem Nachweis der Unbeständigkeit aller durch Selektion verbesserten individuellen Abänderungen einen großen theoretischen Fortschritt, ja einzelne Heißsporne haben daraus den völligen Zusammenbruch des Darwinismus eischlossen.

Wie ich schon oben (S. 105 ff., siehe die S. 106 gegebene Übersicht) bei Besprechung des achten Einwandes ausgeführt habe, ist dieser Gegensatz der Meinungen nur ein scheinbarer und beruht auf einem Mißverständnis von de Vries. Hatte letzterer die Schriften des großen Naturforschers etwas genauer gelesen, so wurde er zu der Überzeugung gekommen sein, daß seine »Mutationen« sich genau decken mit den »fluktuiierenden, individuellen Variationen« von Darwin, und daß sie wie diese bald als sehr kleine und unbedeutende, bald aber auch als beträchtliche Abänderungen auftreten. Für die großen sprungartigen Mutationen gibt de Vries die Identität mit den single variations von Darwin zu, aber er ist sich nicht klar darüber, daß auch diese von Darwin zu den individuellen Fluktuationen gerechnet werden. Darwin vernachlässigt die nichterblichen Abänderungen vollkommen<sup>1</sup>, weil

<sup>1</sup> «Any variation which is not inherited is unimportant for us» (Origin, p. 9) und in ähnlicher Weise an manchen andern Stellen.

sie selbstverständlich für die Deszendenzlehre von geringer Bedeutung sind. Es war ihm natürlich sehr wohl bekannt, daß nichterbliche geringfügige Variationen (z. B. verschieden große und gesformte Blätter (Fig. 83) an einem Baum oder Individuen in derselben Familie) vorkommen, aber ebensolche Variationen können auch erblich sein und gehören dann zur fluctuating variability. Von ihnen sagt er (*Origin*, p. 31): »These individual differences are of the highest importance for us, for they are often inherited, as must be familiar to every one.« Würde man Darwin die kleinen, aber erblichen Unterschiede gezeigt haben, in denen die etwa 200 Mutationen von *Draba verna* (Hungerblümchen) oder diejenigen von *Oenothera lamarckiana* voneinander differieren, so würde er sofort gesagt haben, das sind die kleinen fluktuiierenden Variationen, auf die sich meine Theorie stützt. An die Fluktuationen im Sinne von de Vries, welche nichterblich sind und nur nach Plus oder Minus, je nach der Ernährung hin- und herschwanken, hat Darwin überhaupt nicht gedacht. Dies geht ganz klar hervor aus den Beispielen, welche er an vielen Stellen seiner Werke vorbringt zur Illustration der individuellen Variabilität. So hebt er (*Var. I*, S. 53) von den Katzen hervor verschiedene Färbung, Zahnlösigkeit eines westindischen Exemplars, starke Entwicklung der Eckzähne, Sechszeigkeit, variable Ohrform, erbliche Ohrpinsel, verschiedene Schwanzlänge. Ebenso erwähnt er von den »individuellen Variationen« des Pferdes (*ebd. S. 55*) nur solche, die unmöglich als die Folge von Ernährungsschwankungen angesehen werden können: 8 Schneidezähne statt 6, 19 Rippen statt 18, einen überzähligen Knochen in der Ferse, Trapezium und Rudiment eines fünften Mittelhandknochens ähnlich wie bei *Hippurion*, hornartige Vorsprünge auf dem Stirnbein. Von den »individuellen« Verschiedenheiten der Tauben gibt Darwin an (*ebd. S. 176*), daß »sie in den meisten Fällen durch das Zuchtwahlvermögen des Menschen fixiert und gehäuft werden können«, was beweist, daß er immer nur an erbliche Abänderungen denkt. S. 178 ff. betont er die verschiedenen Schnabelformen und Färbungen der Tauberrassen, welche bekanntlich erblich sind, und das Verschwinden der Öldrüse bei Pfauentauben; deren »Neigung zur Verkümmерung so erblich ist, daß einige, wenn auch nicht alle Bastarde von Pfauentauben und Kröpfern keine ölbildende Drüse besaßen«. Es ist also ganz klar, daß

für Darwin die Erblichkeit zum Begriff der fluktuierenden individuellen Variabilität gehörte, und dieser Satz wird nicht dadurch umgestoßen, daß man nachweist, daß Darwin einige Somationen irrtümlicherweise als erblich angesehen hat. Für den Begriff ist es gleichgültig, ob das zufällig gewählte Beispiel paßt oder nicht zutrifft. Darwin hat auch nicht diesen Begriff soweit gefaßt, — was zweifellos richtiger gewesen wäre — daß er erbliche und nichterbliche Schwankungen um einen Typus umschließt, denn er betont nirgends die Nicht-erblichkeit der von ihm aufgezählten Abänderungen; er macht bei der

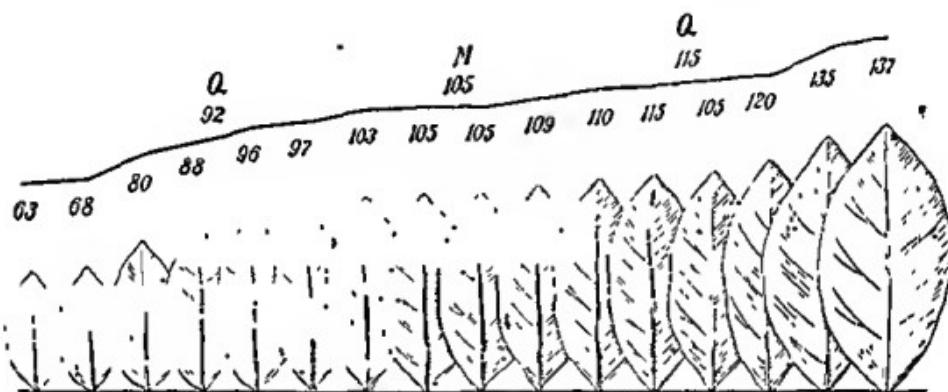


Fig. 83. Nichterbliche Variationen (Somationen) der Blätter von *Prunus laurocerasus*. Darüber eine Kurve der Blattlängen, welche durch die Punkte *Q* (Quartile) und *M* (Mittel) in vier gleiche Teile geteilt wird. Nach de Vries, Mutationstheorie.

Besprechung der Variationen der Haustiere und Kulturgewächse nie zwei Kategorien (erbliche und nichterbliche), sondern erwähnt nur solche, die nach seiner Meinung erblich sind, und bei der ganz überwiegenden Zahl der Beispiele wird man ihm auch vom jetzigen Standpunkt zugeben müssen, daß er eine richtige Auswahl getroffen hat.

Die »Fluktuationen« von de Vries sind im Gegensatz hierzu nicht-erblich, und deshalb vermag Selektion bei ihnen nichts Dauerndes zu erzielen. Sie schwanken je nach der Gunst der Verhältnisse und dem dadurch bedingten Ernährungszustand bald nach oben, bald nach unten vom Mittelwert der Rasse, aber diese Abweichungen haben mit den Darwinschen Fluktuationen nichts zu tun. Da nun diese unheilvolle Begriffsverwechslung nicht länger bestehen kann, so sollten die

Ausdrücke fluktuierende individuelle Variabilität bzw. Fluktuation entweder nur in dem ursprünglichen Darwinschen Sinne oder aber ganz allgemein als kontinuierliche Schwankungen um einen Typus, nicht aber in dem irrtümlichen de Vriesschen Sinne gebraucht werden. Die de Vriesschen »Fluktuationen« sind zu kassieren und durch die schon früher von mir vorgeschlagene Bezeichnung (Plate 1905, S. 206) »Somatationen« zu ersetzen, welche sofort ersehen läßt, daß die nichterblichen Änderungen des Soma damit gemeint sind. De Vries erwähnt viele Beispiele von Somatationen aus dem

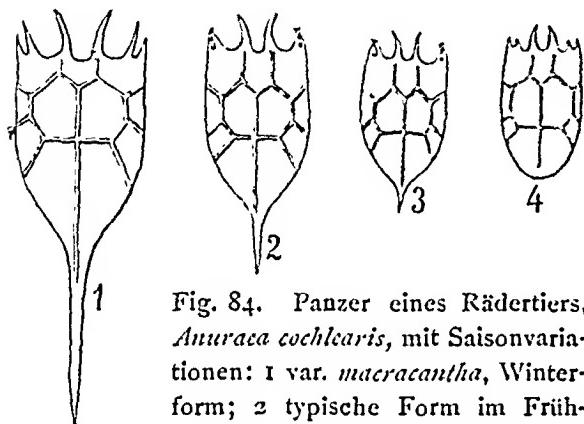


Fig. 84. Panzer eines Rädertiers, *Anuraea cochlearis*, mit Saisonvariationen: 1 var. *macracantha*, Winterform; 2 typische Form im Frühling und Anfang des Sommers; 3 var. *micracantha*, Juli, August; 4 var. *tecta*, ohne Dorn im Spätsommer und Herbst. Nach Lauterborn, Verh. nat.-med. Verh. Heidelberg, VI, 1900, Tafel 10.

Pflanzenreiche: die Länge der Blätter eines Baumes (Fig. 83), die Länge der Bohnen einer Sorte, die Länge der Früchte von *Oenothera lamarckiana*, die Zahl der Strahlenblüten bei vielen Kompositen und der Schirmstrahlen mancher Umbelliferen, den Zuckergehalt der Rüben, u. a. Gutes Wetter und starke Düngung erhöhen in allen diesen Fällen den Durchschnittswert, der aber sofort

wieder sinkt, wenn die nächste Generation unter weniger günstigen Bedingungen aufwächst. Ähnliche Beispiele sind in Menge aus dem Tierreich bekannt: die Länge der Hirschkäfer und vieler Hymenopteren variiert sehr auffällig, wahrscheinlich je nach der Menge der gebotenen Nahrung, und geringere Differenzen aus gleicher Ursache kommen wohl in jeder Tierklasse vor und äußern sich auch im Körpergewicht, in der Färbung und andern Verhältnissen. Bei dem Rädertier *Anuraea cochlearis* (Fig. 84) werden die Stacheln des Panzers im Winter länger und im Sommer kürzer, und dasselbe gilt für den Schalenstachel und die Tastantennen der Daphnide *Bosmina longirostris* und für die Helmhöhe von *Hyalodaphnia* (Fig. 85). Ebenso hängt die Entwicklungsdauer vieler Eier sehr von der Temperatur des umgebenden Wassers ab und variiert

daher mit dieser um eine mittlere Größe. Der Salzgehalt des Meerwassers beeinflußt den Durchmesser vieler Fischeier und die Länge der Hörner der Ceratien, usw.

Erbliche Variationen und Somatogenen sind nach dem Aussehen nicht immer sofort zu unterscheiden, sondern es bedarf, namentlich bei kleinen Abänderungen, des Kulturversuchs; geringe Größe kann auf schlechter Ernährung, Erkrankung der Schilddrüse oder andern schädigenden Faktoren beruhen, oder auf erblichem Zwergwuchs; eine helle Färbung kann durch Lichtmangel erzeugt oder der Ausdruck einer blastogenen

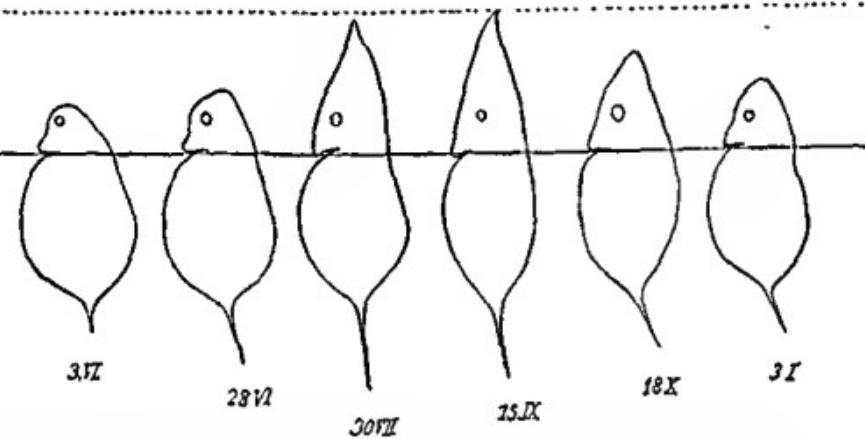


Fig. 85. Saisonformen von *Hyalodaphnia* nach Woltereck aus Plate. Helm und Stachel werden mit steigender Wassertemperatur länger, wie aus den beigefügten Fangdaten hervorgeht.

albinotischen Veränderung sein. Wir verfügen jetzt über ein besseres Wissen als Darwin, welcher viel zu sehr geneigt war, jede Variation als erblich anzusehen. Nachdem er z. B. (Var. II, S. 93) gezeigt hat, wie häufig sich ganz unbedeutende Eigenschaften vererben, sagt er: »wir werden hierdurch dazu geführt, die Vererbung als Regel, die Nichtvererbung als Anomalie zu betrachten«; diesen Satz würde heute kein Deszendenztheoretiker mehr schreiben, nachdem Weismann gezeigt hat, daß selbst starke Verletzungen des Soma nicht vererbt werden, und nachdem viele Erfahrungen lehren, daß Einflüsse der Umgebung vielfach selbst dann nicht erbliche Variationen hervorrufen, wenn sie durch Hunderte von Generationen gewirkt haben. (Vgl. S. 148, Fig. 41, Auge von *Proteus*.)

3. Als einen dritten Gegensatz zwischen Darwin und de Vries pflegen die Anhänger der Mutationstheorie hinzuweisen auf die plötzliche stoßartige Entstehung der Mutanten, während Darwin eine allmähliche Entwicklung befürwortete. In der Vorrede zu seinem letzten Werke (*Arten und Varietäten*, 1906) drückt de Vries dies mit den Worten aus: »Der herrschende Glaube nimmt an, daß sich die Arten langsam in neue Typen verwandeln. Im Widerspruch mit dieser Annahme behauptet die Mutationstheorie, daß neue Arten und Varietäten aus vorhandenen Formen durch plötzliche Sprünge entstehen.« »Typen« bedeutet hier so viel wie neue erbliche Rassen, und diese entstehen nach Darwin bekanntlich entweder bei einzelnen Artgenossen durch »spontane, zufällige Variabilität« und werden dann als individuelle, fluktuierende Variationen bezeichnet oder sie sind »bestimmte« und treten bei allen Artgenossen gleichzeitig auf (vgl. Einleitung S. 7, die Übersicht S. 106). Stets aber ist der erbliche Typ auf einmal da, denn eine andre Auffassung ist überhaupt undenkbar, da jede Variation, mag sie erblich oder nicht-erblich sein, eine stoßartige<sup>1</sup> Veränderung bedeutet (vgl. S. 151). Eine solche kann klein oder groß sein und wird dann entsprechend als Schritt oder Sprung bezeichnet, wobei natürlich der subjektiven Beurteilung der Größe der Veränderung Tür und Tor geöffnet sind. Darwin (siehe Zitat S. 111) nennt die Variationen, welche die Anpassungen hervorrufen, wiederholt »short and slow steps« und kennzeichnet damit deutlich ihr plötzliches stoßartiges Auftreten, so daß de Vries keinen neuen Gedanken ausgesprochen hat. In dem Werke von de Vries »Arten und Varietäten« (deutsche Ausgabe) finde ich stets den Ausdruck »Sprung«, obwohl die Mutationen doch sehr oft ganz unbedeutende Veränderungen sind und obwohl de Vries in seinem Hauptwerke (vgl. das Zitat S. 157) sich selbst gegen diese mißbräuchliche Benutzung des Wortes »Sprung« ausgesprochen hat. In dieser Hinsicht bedeutet das jüngere Buch einen Rückschritt, denn eine solche Ausdrucksweise muß zu Mißverständnissen führen. Treten gleichzeitig viele ähnliche Typen auf, so spricht man von Übergängen. So lassen

---

<sup>1</sup> Man kann sie auch als »plötzlich« bezeichnen, darf jedoch nicht vergessen, daß sie während der Ontogenie allmählich entsteht.

sich z. B. bei den zahlreichen Mutanten des Weizens alle Übergänge von unbegrennten zu lang begrenzten aufstellen, und dasselbe gilt für manche Organe der vielen Mutanten von *Draba verna*, des Stiefmütterchens oder der *Cerion*-Schnecken (Fig. 42, S. 152) oder der Banderung unster Gartenschnecken. Wenn von Zeit zu Zeit die kleinen Schritte der Typen aufeinander folgen, so bedingen sie eine allmäßliche, langsame phyletische Entwicklung, und eine solche muß de Vries selbstverständlich genau so annehmen wie Darwin. Wir sehen also, daß in allen diesen Punkten ein wirklicher Gegensatz zwischen Selektionstheorie und Mutationstlehre gar nicht existiert, sondern letztere sagt dasselbe wie erstere. Der Gegensatz ist nur scheinbar, weil de Vries die Anschauungen Darwins unrichtig wiedergegeben hat. Ein wirklicher Unterschied wäre vorhanden gewesen, wenn Darwin ausschließlich mit ganz kleinen Variationen, de Vries nur mit sehr großen gerechnet hätte. Da aber letzterer z. B. »ganz geringe Schattierungen in der Farbe der Spelzen und Körner« beim Getreide (vgl. S. 430), weil sie erblich sind, zu den Mutationen rechnet und anderseits Darwin zugibt, daß die Ancon- und Mauchampschafe, das Niatarind, Lockenhühner, kurzschnäbelige Tümmeler, hakenschnäbelige Enten »plötzlich aufgetreten sind in ungefähr demselben Zustande, wie wir sie jetzt sehen«, so existiert der Gegensatz nur in der Phantasie von de Vries [vgl. hierzu Cox (1909), Linton (1909), Holmes (1909)]. Er gibt sogar 1912, S. 6 zu: »die Sprünge sind meist ganz kleine«, trotzdem aber bekämpft er S. 8 die alte Lehre des langsamen Fortschritts und meint, seine Lehre passe besser zu raschen geologischen Veränderungen von Faunen und Floren, was ein offensichtlicher Widerspruch ist.

Hinsichtlich der Bewertung der Mutationstheorie gehen die Meinungen der Forscher, wie zu erwarten ist, weit auseinander. Die Botaniker stehen ihr überwiegend sympathisch gegenüber, und einige unter ihnen (Moll 1902, McDougall 1905, White, Bueckers<sup>1</sup> 1909, Bla-

<sup>1</sup> Bueckers Besprechung ist kritiklos; den Hauptpunkt, die Identität der Mutationen mit den Darwinschen Fluktuationen, hat er nicht erkannt und ebensowenig eingesehen, daß ohne das richtende Prinzip der Selektion die Mutationen wirkungslos sind. Obwohl die Beobachtungen lehren, daß die Mutationen keine Richtung einhalten, wird die Verlängerung des Giraffen-

3. Als einen dritten Gegensatz zwischen Darwin und de Vries pflegen die Anhänger der Mutationslehre hinzuweisen auf die plötzliche stoßartige Entstehung der Mutanten, während Darwin eine allmähliche Entwicklung befürwortete. In der Vorrede zu seinem letzten Werke (*Arten und Varietäten*, 1906) drückt de Vries dies mit den Worten aus: »Der herrschende Glaube nimmt an, daß sich die Arten langsam in neue Typen verwandeln. Im Widerspruch mit dieser Annahme behauptet die Mutationstheorie, daß neue Arten und Varietäten aus vorhandenen Formen durch plötzliche Sprünge entstehen.« »Typen« bedeutet hier so viel wie neue erbliche Rassen, und diese entstehen nach Darwin bekanntlich entweder bei einzelnen Artgenossen durch »spontane, zufällige Variabilität« und werden dann als individuelle, fluktuierende Variationen bezeichnet oder sie sind »bestimmte« und treten bei allen Artgenossen gleichzeitig auf (vgl. Einleitung S. 7, die Übersicht S. 106). Stets aber ist der erbliche Typ auf einmal da, denn eine andre Auffassung ist überhaupt undenkbar, da jede Variation, mag sie erblich oder nicht-erblich sein, eine stoßartige<sup>1</sup> Veränderung bedeutet (vgl. S. 151). Eine solche kann klein oder groß sein und wird dann entsprechend als Schritt oder Sprung bezeichnet, wobei natürlich der subjektiven Beurteilung der Größe der Veränderung Tür und Tor geöffnet sind. Darwin (siehe Zitat S. 111) nennt die Variationen, welche die Anpassungen hervorrufen, wiederholt »short and slow steps« und kennzeichnet damit deutlich ihr plötzliches stoßartiges Auftreten, so daß de Vries keinen neuen Gedanken ausgesprochen hat. In dem Werke von de Vries »Arten und Varietäten« (deutsche Ausgabe) finde ich stets den Ausdruck »Sprung«, obwohl die Mutationen doch sehr oft ganz unbedeutende Veränderungen sind und obwohl de Vries in seinem Hauptwerke (vgl. das Zitat S. 157) sich selbst gegen diese mißbräuchliche Benutzung des Wortes »Sprung« ausgesprochen hat. In dieser Hinsicht bedeutet das jüngere Buch einen Rückschritt, denn eine solche Ausdrucksweise muß zu Mißverständnissen führen. Treten gleichzeitig viele ähnliche Typen auf, so spricht man von Übergängen. So lassen

<sup>1</sup> Man kann sie auch als »plötzlich« bezeichnen, darf jedoch nicht vergessen, daß sie während der Ontogenie allmählich entsteht.

Rätsel glaubt lösen zu können (vgl. meine gegen Morgan gerichtete Schrift: Darwinismus kontra Mutationstheorie, 1906).

Weismann (1902) und ich (1903 in der 2. Aufl. dieses Buches, 1905, 1906) haben ernstere Bedenken gegen de Vries vorgebracht, wobei die Mutationen als Habitusänderungen nach Art der *Oenothera*-Mutanten ausgefaßt wurden. Von andern Gegnern seien Schröder (1903), Weldon (1901), Lang (1904), Standfuß (1905) und Groß (1906) genannt. Eine mehr vermittelnde Stellung nimmt Davenport (1905, 1906) ein, während Schimkewitsch (1906) auf die Bedeutung der Mutationen für die Entstehung von Anomalien und Mißbildungen hinweist.

Diese Divergenz der Meinungen erklärt sich leicht daraus, daß der Begriff der Mutation durchaus unklar ist. Der eine Forscher bezeichnet jede erbliche Variation mit diesem Worte und kann dann natürlich behaupten, daß jede phyletische Entwicklung auf Mutationen beruhe; der andre faßt den Begriff viel enger und versteht darunter nur große sprungartige Veränderungen. Daher soll die Vieldeutigkeit dieses Begriffs im folgenden untersucht werden. Ferner hat de Vries in seine Theorie bestimmte Anschauungen über die Begriffe »Art« und »Varietät«, über den Atavismus, über die Gesetze der Vererbung, die Wirkungsweise der Selektion und manche andre Probleme aufgenommen, so daß sie im Grunde genommen das ganze Gebiet der Abstammungslehre umspannt. Daraus erklärt sich leicht, daß man die Mutationstheorie nicht einfach en bloc annehmen oder ablehnen kann, sondern daß die einzelnen Fragen gesondert behandelt werden müssen. De Vries hat durch sehr umfassende und geschickte Kulturen die Probleme der Vererbung und Artbildung auf breitestem Grundlage experimentell in Angriff genommen. Sein Hauptwerk in zwei Banden mit zusammen 1400 Seiten ist äußerst anregend und wird für alle Zeiten von höchstem Wert bleiben und neben dem Origin of Species einen Markstein in der Geschichte der Biologie bedeuten. Er ähnelt dem englischen Meister auch darin, daß er nicht nur eine erstaunliche Fülle von Tatsachen beherrscht, sondern diese durch theoretische Spekulation innerlich zu verknüpfen und damit auf die Hohe wahrer Wissenschaft zu heben sucht. So sehr ich diese großen Verdienste von de Vries anerkenne, ebenso sehr bedaure ich, daß er sich in Darwins Gedanken nicht genügend vertieft und Gegensätze zu

ringhem<sup>1</sup> 1911) haben sie mit Begeisterung aufgenommen. Aber auch unter den Botanikern haben sich manche die kühle Ruhe der Kritik bewahrt, so daß ich auf ihre Urteile weiter unten noch zurückzukommen haben werde. Correns (1902, 1904) hebt [wie auch Moll (1902) und Klebs (1905, S. 316)] hervor, daß das Hauptmerkmal der Mutationen in ihrer Erblichkeit besteht, daß in theoretischer Hinsicht de Vries eigentlich nur mit Ideen arbeitet, welche schon bei Nägeli zu finden sind, und dieser Punkt wird auch von Solms-Laubach (1905, S. 41) ausführlich erörtert. Wie ich oben (S. 384, 385) gezeigt habe, geht diese Abhängigkeit in Wirklichkeit bis auf Darwin zurück. Lotsys (1906) sehr beachtenswerte Kritik wird weiter unten berücksichtigt werden; auf Korschinsky (1899), welcher schon vor de Vries ähnliche Anschauungen vertreten hat, habe ich früher (S. 169) aufmerksam gemacht. Einer der besten Kenner der Pflanzenbastarde, W. O. Focke, schreibt (1907, S. 73) von der *Oenothera lamarckiana*: »Jene Pflanze, eine ausländische kultivierte Rasse unbekannter Herkunft, die seit langer Zeit wechselnden Einflüssen, vermutlich auch vielen Kreuzungen ausgesetzt gewesen ist, eignet sich recht wenig, um aus ihrem Verhalten grundlegende und allgemeingültige Gesetze abzuleiten.« So mehren sich neuerdings auch unter den Botanikern die Stimmen, welche vor einer Überschätzung der Mutationstheorie warnen.

Die Zoologen haben sich von vornherein sehr viel ablehnender verhalten als ihre Kollegen von der scientia amabilis. Nur die Amerikaner haben sich mehrfach (vgl. Mutation Theory 1905) für sie ausgesprochen, und einer von ihnen (Morgan, 1903) hat sich so von ihr blenden lassen, daß er mit dem Schlagwort »Mutation« alle biologischen

---

hälbes auf eine orthogenetische Reihe von Mutationen zurückgeführt (S. 249), bloß um die Selektion überflüssig zu machen. Die landbewohnenden Vorfahren der Wale erhielten durch Mutation Barten (S. 251), und diese haben den »Tieren Anleitung gegeben, ihre Nahrung im Wasser suchen zu gehen«. Es wäre zwecklos, dagegen zu polemisieren. Bueckers glaubt, wie Morgan mit dem Schlagwort »Mutation« alle Schwierigkeiten lösen zu können, obwohl die Probleme erst anfangen, wenn die erblichen Variationen da sind.

<sup>1</sup> Blaringhem zählt viele Fälle von plötzlich entstandenen Mutationen auf, erörtert aber nicht das Verhältnis von de Vries zu Darwin und geht auch nicht auf das Problem der Anpassung ein.

(Blattbechier) zeigten. Unter ihnen fanden sich zwei neue Unterarten, *O. brevistylis* und *O. laevifolia*, in wenigen Exemplaren und an einer kleinen Stelle, als ob sie hier aus *O. lamarckiana* entstanden seien. Diese ungewöhnlichen Erscheinungen veranlaßten de Vries die



Fig. 86. *Oenothera lamarckiana* nach de Vries, 1906, S. 318.

Art in Kultur zu nehmen. Es wurden 1886 neun große *lamarckiana*-Rosetten von Hilversum nach dem botanischen Garten in Amsterdam verpflanzt und durch Generationen hindurch gezüchtet, wobei die Pflanzen stets mit ihrem eignen Pollen künstlich befruchtet und durch Pergamintüten vor Insektenbesuch gesichert wurden. Sie wurden

ihm konstruiert hat, die in Wahrheit gar nicht existieren. Er ist auch nicht frei von Überschätzung seiner eignen Leistungen, z. B. wenn er behauptet, daß erst durch die Mutationstheorie eine »experimentelle« Behandlung des Deszendenzproblems angebahnt worden sei, während doch schon vor ihm sehr viele Forscher Versuche über die Erblichkeit natürlicher und künstlich erzeugter Variationen angestellt haben. Wie Cox (1909, S. 88) hervorhebt, hat Darwin schon dieselben Untersuchungsmethoden angewandt, wie de Vries, indem er Pflanzen bastardierte oder durch Selbstbefruchtung vermehrte und ihre Nachkommenschaft genau kontrollierte, und in denselben Bahnen haben von Koelreuter bis auf Mendel viele andre Forscher sich bewegt.

### B. Spezielle Erörterungen.

I. Die Oenothera-Kulturen. De Vries geht von folgenden Tatsachen aus. Da die Arten im Linnéschen Sinne häufig aus Unterarten sich zusammensetzen, so war anzunehmen, daß, wenn neue erbliche Formen in der Natur entstehen, diese den Charakter solcher Unterarten oder Varietäten haben würden. Er ging somit aus von dem alten Darwinschen Satze, daß eine Varietät eine beginnende Art sei. In der Hoffnung, solche neuen Formen oder »elementaren Arten« in ihrem ersten Auftreten zu beobachten, nahm er über 100 Pflanzen in Kultur, von denen aber nur eine, die großblütige Nachtkerze, *Oenothera lamarckiana* (Fig. 86), seinen Wünschen entsprach. Sie ist in Amerika, wo ihre nächsten Verwandten heimisch sind, noch nicht wild gefunden worden. *O. grandiflora* wurde 1778 von Nordamerika nach Kew gebracht und gelangte von hier nach Frankreich, wie einige Jahre vorher *O. biennis*. Lamarck beschrieb die nach ihm benannte Art 1797 als *O. grandiflora*; sie wurde aber später von Seringe in *lam.* umgetauft. Es scheint, daß sie zuerst in Europa, vielleicht auch in Amerika, aus bewußter oder zufälliger Kreuzung (durch Insekten) von *biennis* und *grandiflora* hervorgegangen ist. Sie gedeiht bei uns vortrefflich und verwildert leicht. So fand de Vries bei Hilversum in der Nähe von Amsterdam ein verlassenes Kartoffelfeld, auf welchem sich Hunderte von Oenotheren ausgebreitet hatten, die in allen Organen sehr variabel waren, z. B. auch Fasziationen (Stengelverbreiterungen) und Ascidien

ben noch aus 2—7 verschiedenen »Mutanten« bestand. Die Ziffern bedeuten die Zahl der genau untersuchten Individuen. Die Generationen waren zuerst zweijährig, später einjährig. Die 1891 geernteten Samen wurden erst 1895 ausgesät.

Kulturen der *Oenothera lamarckiana*.

Generation	<i>gigas</i>	<i>albida</i>	<i>oblonga</i>	<i>rubri-</i> <i>nervis</i>	<i>lamar-</i> <i>ckiana</i>	<i>nanella</i>	<i>lata</i>	<i>scr-</i> <i>tillans</i>
1899		5	1		1700	21	1	
1898			9		30 000	11		
1897		11	29	3	1800	9	5	1
1896		25	135	20	8000	49	142	6
1895	1	15	176	8	14 000	60	73	1
1890/91				1	10 000	3	3	
1888/89					15 000	5	5	
1866/87					9			

Es waren also von den 9 *lamarckiana*-Stammpflanzen in 7 Generationen reichlich 53000 Individuen erzeugt worden, unter denen sich etwas über 800 = 1,5% neue Formen (»Mutationen«) befanden. Da manche übersehen sein mögen, so ist der Prozentsatz der Mutanten eher zu gering als zu groß angegeben<sup>1</sup>. Auffallend ist, daß die in Hilversum beobachteten Unterarten *O. brevistylis* und *O. laevifolia* in den Kulturen nicht aufraten. Es wurden aber Samen der *O. laevifolia* im Freien gesammelt und der S. 400 folgende Stammbaum aus ihnen gewonnen.

Es ergab sich, wie diese Übersicht lehrt, das bemerkenswerte Resultat, daß diese Kultur zwar zum Teil dieselben Mutationen (*lata*, *nanella*) hervorbrachte, wie die von *lamarckiana*, zum Teil aber auch

<sup>1</sup> Hiermit stimmt, daß MacDougal (1907, S. 9) unter 2500 *lam*-Pflanzen 106 Mutanten = etwas über 4% beobachtete.

meist stark gedüngt. Der Leser beachte, daß de Vries nicht von einer Pflanze ausging, welche sich bei Vorversuchen als homozygot (völlig konstant) erwiesen hatte, so wie es die exakte Erblichkeitsforschung verlangt. Er ging nicht von einer reinen Linie (s. Vbgl. § 49) aus, son-



Fig. 87. *Oenothera nanella* nach de Vries, 1906, S. 324.

dern trieb eine Massenkultur. Da die Insekten im Freien den Pollen von einer Pflanze zur andern tragen, ist von vornherein anzunehmen, daß de Vries ein Stammmaterial von neun heterozygotischen Exemplaren gehabt hat. Es ergab sich der folgende Stammbaum (de Vries, 1901, S. 157), in dem jede Generation überwiegend aus der Stammform, dane-

*lamarckiana*, *lata* × *brevistylis*, *nanella* × *brevistylis*, *scintillans* × *nanella* (S. 234). De Vries erklärt diese Tatsache mit Recht so, daß in jeder dieser Formen die latenten Anlagen aller übrigen vorhanden sind; welche von diesen etwa ein Dutzend Anlagen die Oberhand gewinnt und den Charakter der Pflanze bestimmt, hängt von nicht näher bekannten Ursachen ab. Da bis jetzt 35 Mutanten beschrieben sind, so kann man sagen, die erblichen Eigenschaften treten in vielen verschiedenen Kombinationen auf. So wie ein Würfel sechs verschiedene Ruhelagen annehmen kann, dabei aber doch immer derselbe bleibt, so kann dasselbe Keimplasma hier in zahlreichen verschiedenen Determinantenkonstellationen auftreten. Damit der Leser sich ein Bild von den wichtigsten Mutanten der Lamarckschen Nachtkerze machen kann, teile ich hier einiges aus der Übersicht mit, welche de Vries (1906, S. 320 ff.) gegeben hat.

A. Konstante Mutanten, welche bei Selbstbefruchtung nicht in *O. lamarckiana* zurückslagen. Sie besitzen aber zum Teil die Fähigkeit, Mutanten zu erzeugen. Der Ausdruck »konstant« ist also von de Vries nicht ganz korrekt gewählt.

I. »Retrogressive Varietäten« (mit Ausfall eines Merkmals).

- Oenothera latisolia* mit glatten Blättern (ohne die wellenförmigen Krümmungen der Blattspreite der *O. lamarckiana*). Kleine Unterschiede in andern Organen. Reichliche Samenbildung. Nur auf freiem Felde gefunden. Vermag *lata*, *nanella*, *elliptica* zu erzeugen.
- O. brevistylis* mit sehr kurzen Griffeln, so daß die Narben tief unter den Staubbeuteln liegen (Fig. 88). Kleine andre Unterschiede. Schwache Samenbildung. Nur auf freiem Felde gefunden.
- O. nanella*, Zwergform (Fig. 87) von nur 20—30 cm Höhe (=  $\frac{1}{4}$  der Stammart), aber trotzdem sind die Blüten fast ebenso

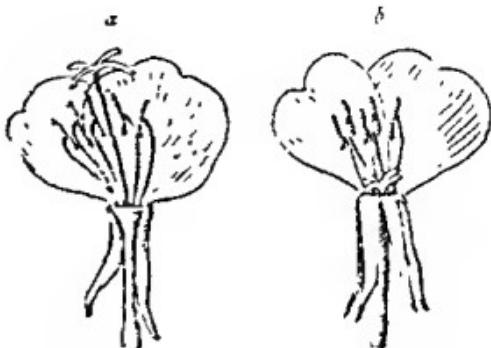


Fig. 83. Blüten von *O. lamarckiana* (a) und *O. brevistylis* (b) nach de Vries, 1906, S. 322.

neue Formen. Das Auftreten von *Lamproktonis* im Jahre 1889 erklärt sich ohne Zweifel aus einer Bastardierung mit der Stammsorte. Weitere Kreuzungen führten zu dem Ergebnis, daß zwar jede Mutation überwiegend sich selbst bei Selbstbefruchtung erzeugt, daß sie aber fast alle die übrigen Formen ebenfalls zu bilden vermögt, also selbst steril ist. So erhält die Vries aus *O. Lamproktonis* die Mutationen *gigas*, *alata*,

Kalosoma der Lamproktonis (Vries, Die Vries, 1901, S. 152).

Generation	Lamproktonis								Lamproktonis
	lamb. f. 2a	lamb. f. 2b	lamb. f. 3	lamb. f. 4	lamb. f. 5	lamb. f. 6	lamb. f. 7	lamb. f. 8	
1895	—					44			5
1894		2				55			
1894	1500	2	1	2		—			
1893	—		1	2		—			
1892	—								
1891	53	2	5			—			
1890	25					—			
1889	3	3	2	12	2	—	2		400
1888	2								1
1885, 87	—								

Ein — bedeutet, daß die Zahl der Individuen nicht genau立chen wurde.

*oblonga*, *rubricarinis*, *azolla*, *lutea*, *minutissima*, und aus jeder dieser Mutationen konnten die übrigen und die *O. Lamproktonis* wieder gezüchtet werden. Auch Bastardierungen ergaben immer wieder im wesentlichen denselben Formenkreis. Es entstand z. B. *O. rubricarinis* aus folgenden Formen bzw. Bastarden: *O. Lamproktonis*, *Lamproktonis*, *lutea*, *oblonga*, *Lamproktonis* x *azolla*, *lutea* x *azolla*, *lutea* x

IV. Mit vollständigen Blüten.

- I) *O. scintillans*, Blätter dunkelgrün, mit glatter glänzender Oberfläche. Bei Befruchtung mit dem eignen Pollen entstehen entweder  $\frac{1}{3}$  *scintillans* und  $\frac{2}{3}$  *lamarckiana* oder umgekehrt  $\frac{1}{3}$  *lamarckiana* und  $\frac{2}{3}$  *scintillans*. Erzeugt häufig *oblonga*, *lata* und *nanella*.
- m) *O. elliptica* wiederholt sich selbst nur in einem kleinen Teil ( $0,2-15\%$ ) seiner Nachkommen und schlägt mit allen übrigen zur Stammart zurück<sup>1</sup>.

Aus diesen Beobachtungen ergeben sich drei Eigenschaften als charakteristisch für die *Oenothera*-Mutanten, welche für die Beurteilung ihrer deszendenztheoretischen Bedeutung besonders wichtig sind:

1. Sie stellen plötzliche Habitusänderungen vor, denn jede unterscheidet sich von der Stammart in einer Anzahl von Merkmalen. Diese Unterschiede sind oft so gering, daß es einiger Übung bedarf, um sie zu erkennen<sup>2</sup>. Sie können daher nicht — wie so oft irrtümlich behauptet wird — alle als Sprungvariationen gelten.
2. Die meisten von ihnen sind erblich konstant, d. h. sie schlagen bei Selbstbefruchtung nicht in *lamarckiana* zurück; *scintillans* und *elliptica* aber tun dies mit Vorliebe.
3. Manche besitzen die Fähigkeit, einige derselben Mutanten aus sich heraus zu produzieren, welche die Stammart abspaltet, aber in geringerem Grade als diese.

II. Die Gesetze des Mutierens, welche de Vries (1901, S. 174ff.) aus den *Oenothera*-Mutanten ableitet, lauten folgendermaßen und sind durchaus nicht einwandsfrei.

<sup>1</sup> Der *O. elliptica* sehr nahe steht eine andre seltene Mutante, *O. sublinearis* (1901, S. 286). Sie ging stets als junge Rosette zugrunde mit einer Ausnahme, welche keimfähigen Samen aus der selbstbefruchteten Blüte lieferte. Da die Ernte nur gering war, so wurden nur 31 Nachkommen erhalten, welche eine sehr merkwürdige Zusammensetzung zeigten, nämlich 19 *lamarckiana*, 3 *sublinearis*, 2 *oblonga* und je eine *lata*, *nanella*, *albida*, *gigas*. Es handelt sich also hier um eine höchst inkonstante Form.

<sup>2</sup> de Vries gibt selbst zu, daß er anfangs verschiedene Mutanten übersehen hat, und der Botaniker Lotsy (1906, S. 208) definiert eine Mutante als seine plötzlich auftretende samenbeständige Abweichung solcher Art, daß zu ihrer Entdeckung ein geübter Blick nötig ist.\*

groß wie bei dieser. Vermag *oblonga* zu erzeugen (de Vries 1901, S. 241). Zeylstra (Biol. Cbl. 31, 1911) fand in den Gebezzellen ein Bakterium, welches krankhafte Erscheinungen hervorruft, die aber durch reichliche Düngung nahezu beseitigt werden können.

II. Progressive<sup>1</sup> »elementare« Arten (mit neuen Eigenschaften). Sie unterscheiden sich von *lamarchiana* durch »kleine Unterschiede in fast allen Punkten«. Können Mutanten erzeugen.

1. Kräftige Formen:

- d) *O. gigas*. Nicht größer, aber kräftiger im Wuchs als die Stammart.
- e) *O. rubrinervis* mit roten Adern und Streifen auf den Früchten, welche freilich der Stammform nicht ganz fehlen. Blätter und Stengel sehr brüchig. Vermag *lata* und *leptocarpa* aus sich hervorgehen zu lassen.

2. Schwache Formen:

- f) *O. albida*, sehr schwach, mit weißlichen schmalen Blättern. Wenig Samen.
- g) *O. oblonga*, klein, mit schmalen hellgrünen Blättern.

3. Nebensächliche Formen:

- h) *O. semilata*.
- i) *O. leptocarpa*.

B. Inkonstante Mutanten, welche in jeder Generation in *lamarchiana* zurückschlagen.

III. Mit unvollständigen Blüten.

- k) *O. lata*, nur mit weiblichen Organen; Staubfäden zwar vorhanden, aber fast völlig leer, und die wenigen Pollenkörner befruchten nicht. Blätter breit. Bei Befruchtung mit dem Pollen von der Stammart entstehen etwa 25 % *lata* und 75 % *lamarchiana*. Mac Dougal (1907, S. 8) erhielt aus *lamarchiana* von Birkenhead (England) zwei *lata*-Exemplare mit reifem Pollen, welche bei Selbstbefruchtung einigen Samen lieferten, aus denen 8 *lam.*, 10 *lata*, 2 *oblonga* und 1 *albida* hervorgingen (S. 15 werden 80 *lam.* und 3 *oblonga* angegeben).

<sup>1</sup> Ob diese Mutanten wirklich, wie de Vries annimmt, auf dem Hinzutreten eines (?) Erbfaktors beruhen, muß durch weitere Studien festgestellt werden. Wir kennen jetzt (s. Vbgl. S. 431) viele »Verlustmutationen«, welche den Eindruck einer Verstärkung des alten Merkmals oder eines neuen machen, als ob eine neue Erbintheit hinzugekommen wäre. Nur bei *gigas* und *rubricalyx* scheint wirklich eine progressive Veränderung vorzuliegen. Nach meiner unten entwickelten Ansicht handelt es sich bei den übrigen Mutanten um einen Valenzwechsel (Aktivierung latenter Anlagen), also um eine »degressive« Variation nach der Nomenklatur von de Vries.

in New York hinzugekommen. Darnach führt das plötzliche Erscheinen eines völlig neuen Typus unter den Mutanten sofort zur Bestätigung der Vermutung, daß gewisse Mutanten so selten auftreten können, daß sie nur einmal unter einer Million Individuen erwartet werden können und folglich nicht gesehen werden außer in langen Zwischenräumen.«

- V. »Die neuen Eigenschaften zeigen zu der individuellen Variabilität keine auffälligen Beziehungen.« Unter individueller Variabilität sind hier die nichterblichen Somationen gemeint (vgl. S. 386).
- VI. »Die Mutationen bei der Bildung neuer elementarer Arten geschehen richtungslos. Die Abänderungen umfassen alle Organe und gehen überall in fast jeder Richtung.« Dieser Satz deckt sich mit der Darwinschen Auffassung.
- VII. »Die Mutabilität tritt periodisch auf.« Dieser Satz widerspricht der Erfahrung, daß von jeder genügend studierten Art erbliche Variationen bekannt sind, und daß bei Schmetterlingen jederzeit durch Temperaturreize neue Mutationen erzeugt werden können.

Um das Auftreten der gleichnamigen Mutanten sowohl in den verschiedenen Generationen von *O. lamarckiana* wie auch — wenngleich in abgeschwächtem Maße — unter den Nachkommen der Mutanten selbst zu erklären, nimmt de Vries an, daß die Fähigkeit zu mutieren und dabei ganz bestimmte, sich jedesmal wiederholende Mutanten zu erzeugen, eine erbliche Eigenschaft der *Oenothera lamarckiana* ist und auch auf die Mutanten vererbt wird. Jede Form enthält die Anlagen aller übrigen in latenterem Zustande, aber nur eine von diesen etwa ein Dutzend Anlagen gewinnt aus irgendwelchen Ursachen die Oberhand und bestimmt den äußeren Charakter der Pflanze. Da die Neigung zum Mutieren bei den verschiedenen Mutationen in so sehr ungleichem Grade ausgeprägt ist (bei *O. scintillans* und *sublinearis* sehr stark, bei *leptocarpa*, *nanella* und *oblonga* schwächer, bei andern gar nicht), so scheinen solche latente Anlagen eventuell verschwinden zu können. De Vries vermutet, daß seine Nachtkerzen die Anlagen von *laevifolia* und *brevistylis* verloren haben, weil diese Formen nie in den Kulturen auftreten (dasselbe gilt für die Kulturen von

- I. »Neue elementare Arten entstehen plötzlich, ohne Übergänge.« Das entspricht den von Darwin betonten »short steps« seiner Fluktuationen. 1906, S. 342 wird hinzugefügt: sie »entspringen seitlich aus dem Hauptstamm«, was belanglos ist.
- II. »Neue elementare Arten sind meist völlig konstant, vom ersten Augenblicke ihrer Entstehung an.« Dies gilt natürlich nur für Selbstbefruchtung, welche in der freien Natur, selbst im Pflanzenreiche, eine ganz untergeordnete Rolle spielt. Die *O*.-Mutanten können nicht als »elementare Arten« gelten, weil sie nach Heribert-Nilsson (1912) noch viele erbliche Differenzen aufweisen.
- III. »Die meisten neu auftretenden Typen entsprechen in ihren Eigenschaften genau den elementaren Arten und nicht den eigentlichen Varietäten«, d. h. eine ganze Anzahl von Organen hat neue Merkmale angenommen (=Habitusmutationen). Dieser Satz gilt nicht für sehr viele später an Pflanzen und Tieren entdeckte Mutationen, welche sich nur auf ein Merkmal beziehen.
- IV. »Die elementaren Arten treten meist in einer bedeutenden Anzahl von Individuen gleichzeitig oder doch in derselben Periode auf.« Dieses Gesetz ist sehr angreifbar. Da nur 1—3% Mutanten sich vorfinden, wenn alle verschiedenen Elementararten eines Jahres zusammengezählt werden, so kommt auf die einzelne Form ein sehr viel geringerer Prozentsatz. Wie der Stammbaum (S. 399) zeigt, trat *gigas* unter 53000 Individuen nur einmal auf = 0,0019%, *rubrinervis* zeigte sich 32mal, = 0,06%, auf die häufigste Form *oblonga* fielen 350 Exemplare = 0,7%. Auf die einzelne Mutation kommt es aber natürlich an, denn jede muß sich selbst im Kampfe ums Dasein über Wasser halten. Ich verstehe nicht, wie de Vries bei so geringen Werten von einer »meist bedeutenden Anzahl« reden kann. Ganz im Gegensatz hierzu schreibt Mac Dougal (1907, S. 79), welcher sich nächst de Vries am meisten mit der Kultur von *Oenothera* beschäftigt hat: »Zu den Abkömmlingen, welche die größere Menge der atypischen Nachkommenschaft bilden, ist kürzlich *gigas*, eine der selteneren Formen, in einem Exemplar

heitlichen Auffassung bedeutend näher geführt, indem er zeigte, daß innerhalb der *O. lam.* erbliche Unterarten vorkommen, welche namentlich quantitative Unterschiede hervorrufen und von de Vries entweder übersehen oder als Somatationen gedeutet wurden. Sie betreffen die Farbe der Blattnerven und Blätter, Blütenweite, Fruchtlänge, Narbenzahl und Höhe der Pflanzen, wobei sich bezüglich des ersten Merkmals ergab, daß rote Nerven dominieren über weiße sowohl bei *lam.*-Sippen wie bei Mutanten: weißnervige Pflanzen ergaben nur ebensolche Mutanten, während rotnerlige solche mit roten und solche mit weißen Blattrippen erzeugen konnten. Da nun die Mutanten der *lam.* sich untereinander und von der Stammart hauptsächlich durch ebensolche quantitative Differenzen unterscheiden, so liegt die Annahme nahe, daß sie auf wechselnder Kombination mendeiner Erbsfaktoren beruhen. So würde es verständlich werden, daß von der *O. lam.* immermehr Mutanten bekannt geworden sind, je länger sie studiert worden ist: zu den 13 von de Vries gefundenen fügten Mac Dougal 10, Schouten 1, Gates 2, Abromeit 1, Heribert-Nilsson 8 neue hinzu, so daß 35 bis jetzt beschrieben worden sind. Das erinnert sehr an die vielen Kombinationsvariationen des Lowenmauls, der Levkoje, der Hausmaus und anderer Geschöpfe mit zahlreichen Erbeinheiten. Die Konstanz der de Vrieschen Mutanten ist eine Folge des Umstandes, daß sie aus Massenkulturen als extreme Formen ausgelesen worden sind, und diese sind bei homomeren Faktoren überwiegend homozygot veranlagt (s. Vgl. § 29). Sind diese Anschauungen richtig, so müssen in den einzelnen de Vrieschen Familien um so mehr Mutanten aufgetreten sein, je mehr Individuen das Ausgangsmaterial bildeten, weil anzunehmen ist, daß sie nicht alle dieselben Gene führten. Tatsächlich traten in der auf neun Individuen aufgebauten Familie (s. S. 399) 13 verschiedene Mutanten auf, in einer andern von sechs Exemplaren ausgehenden nur acht. Es hängt also, wie es scheint, von der genotypischen Zusammensetzung dieser Stammeltern ab, welche Mutanten abgespalten werden. So gelangt Heribert-Nilsson zu dem Schlusse, »daß sich die Variabilität von *O. lam.* bei einer hybridologischen Analyse der Art in dieselben allgemeinen Gesetze, welche für andere Gewächse gelten, d. h. die Mendelschen Spaltungsgesetze, einordnen läßt«.

Mac Dougal in New York). Die Zeit, in welcher die verschiedenen Anlagen zuerst latent in der *O. lamarchiana* entstanden, wird als »Prämutationsperiode« bezeichnet und die Vermutung ausgesprochen, daß »eine Kombination extrem günstiger mit extrem ungünstigen Einflüssen« eine solche innere Umwandlung des Keimplasmas veranlaßt. Es läßt sich nicht angeben, ob die Prämutation der *lamarchiana* schon an der wilden amerikanischen Urform oder erst in Europa an der importierten Pflanze eintrat. Äußere Einflüsse unbekannter Art bewirken dann, daß die latenten Anlagen aktiv werden und die sichtbaren Mutationen hervorrufen. Es ist klar, daß diese ganze Annahme einer Prämutation äußerst hypothetisch ist. Sie wird daher auch von Mac Dougal verworfen, welcher vorschlägt, sich mit der »frequency of mutation« zu begnügen, d. h. der Angabe der Individuenzahl, welche gezogen werden muß, um eine bestimmte Mutation zu erhalten. Wie aus IV zu ersehen ist, hat jede Mutante ihre besondere Häufigkeitsziffer.

Von obigen Gesetzen bedeuten II und III einen Fortschritt in unserer Erkenntnis, beziehen sich aber nur auf gewisse Fälle und haben keine generelle Bedeutung. I und VI bringen nichts Neues. IV und VII sind sehr problematisch, V ist belanglos. Man kann also wirklich nicht behaupten, daß die Deszendenzlehre durch sie in neue Bahnen gelenkt wäre.

### III. Das Verhalten der Oenotheren bei Kreuzung und Zurückführung der Mutationskreuzungen auf alternative Vererbung<sup>1</sup>.

Für die Beurteilung der deszendenztheoretischen Bedeutung der Oenotheren ist es sehr wichtig, ihr Verhalten bei Kreuzungen kennen zu lernen. Die Experimente von de Vries, Mac Dougal, Gates u. a. haben gezeigt, daß die verschiedenen Arten und Mutanten sich recht verschiedenartig verhalten, so daß nicht nur die bekannten Formen der intermediären und Mendelschen Vererbung hier wiederkehren, sondern auch besondere Verhältnisse beobachtet werden, von denen es fraglich ist, ob sie sich auf Mendelsche Spaltungen zurückführen lassen. Heribert-Nilsson (1912) hat uns in einer ausgezeichneten Arbeit einer ein-

<sup>1</sup> Sie zerfällt in die Mendelsche (Alternieren einzelner Faktoren ohne Valenzwechsel) und in das Alternieren von Faktorenkomplexen mit Valenzwechsel. S. Vbgl. S. 72.

Die Zahl der zu demselben Radikal gehörigen Gene braucht nicht immer gleich zu sein; gewisse mendelnde Faktoren können hinzukommen oder fehlen und dadurch die äußereren Merkmale der Mutation etwas modifizieren. Die Hauptsache bei der Hypothese ist die Vorstellung, daß bei den Spaltungen immer Gruppen von gekoppelten Faktoren sich trennen.

Für gewöhnlich bildet *lamarckiana* nur Keimzellen von der Formel  $L\ a\ b\ c\dots$  und erzeugt daher gleiche Nachkommen, abgesehen von untergeordneten Mendelspaltungen.  $L$  muß also eine besondere Valenz haben, die andern Radikale an sich zu koppeln und nicht zur Wirkung kommen zu lassen. Zuweilen aber entstehen durch einen Valenzwechsel Gameten, in denen ein Mutantenradikal stärker geworden ist als  $L$ . Ist so z. B. die Gamete  $B\ a\ l\ c$  entstanden und verbindet sie sich bei der Befruchtung mit der Keimzelle  $L\ a\ b\ c$ , so geht hieraus die Mutante  $B$  hervor, weil in diesem Falle der Komplex  $B$  die Fähigkeit hat, den Komplex  $L$  latent zu machen, d. h. zu verdecken. Um die Kreuzungen der *Oenothera*-Mutanten zu verstehen, muß noch eine weitere Annahme gemacht werden: jede Mutante bildet zwei Sorten Keimzellen, eine vom Charakter der Stammform und eine vom Charakter der betreffenden Mutation, z. B.

$B\ a\ l\ c$  bildet die Keimzellen  $L\ a\ b\ c + B\ a\ l\ c$ .

Zur Erklärung dieser Spaltung kann man sich denken, daß ein Enzym den Valenzwechsel hervorgerufen hat, durch den der  $B$ -Komplex aktiv und der  $L$ -Komplex latent wurde. Dieses Enzym geht nur in die eine Halftie der Keimzellen, welche dadurch zu  $B\ a\ l\ c$  werden, es fehlt aber in der andern Halftie, welche demnach  $L\ a\ b\ c$  sind; ich schreibe  $L$  (nicht  $b$ ), da  $L$  an sich stärker ist als die übrigen Komplexe. Jene Spaltung ist keine echte Mendelsche, welche ergeben müßte  $B\ a\ c + l\ a\ c$ . Aber sie nahert sich ihr doch, da viele Tatsachen beweisen, daß auch bei Mendelschen Spaltungen in jeder Gamete alle Erbinheiten vorhanden sind (s. Vbgl. § 214).

#### I. Selbstbefruchtung einer Mutante.

Die *lamarckiana*-Mutanten zerfallen, wie S. 401 hervorgehoben wurde, in zwei Gruppen: in die Konstanten, welche bei Selbstbefruchtung

Dieser Satz geht meines Erachtens zurzeit viel zu weit. Er mag der Forschung als Leitstern, als zu beweisendes Ziel vorschweben, vorläufig aber kennen wir von der *O. lam.* erst zwei sicher mendelnde Eigenschaften, jene Rot-weiß-Nervigkeit und das *Brevistylis* - Merkmal. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich die Zahl dieser Mendelome erhöhen läßt (vgl. II b), damit ist aber noch nicht gesagt, daß sich die Mutabilität der *O. lam.* vollständig auf diese Weise auflösen läßt. Die Zahl der in einer Kultur möglichen Mutanten wird sicher abhängen von der genotypischen Zusammensetzung der Stammeltern, aber auch hieraus folgt nicht, daß diese Abhängigkeit genau nach dem Mendelschen Schema verläuft. Manche Angaben sprechen direkt dagegen. Wäre *lata*, wie Heribert-Nilsson vermutet, *a b c d* und *lam. A B C D*, so könnte aus *lata* nie *lam.* hervorgehen, während es doch Mac Dougal (1907) gelang, bei zwei besonders kräftigen *lata*-Pflanzen Selbstbefruchtung auszuführen, woraus in  $F_1$  80 *lam.*, 10 *lata*, 3 *oblonga* und 1 *albida* entstanden. Wären auch die übrigen Mutanten (außer *gigas*) rezessive »Minuskominationen im Verhältnis zu *lamarckiana*«, so dürften *scintillans* und *elliptica* nicht bei Selbstbefruchtung regelmäßig *lam.* produzieren. Nach de Vries gehen aus *lam.* × Mutante in  $F_1$  diese beiden Elternformen hervor und vererben sich konstant; Mac Dougal und Gates äußern sich ebenso. Selbst wenn hiervon einzelne Ausnahmen vorkommen, scheinen die Tatsachen in der Hauptsache richtig zu sein. Sind aber die *lam.*-Pflanzen sehr oft Polyheterozygoten der verschiedensten Art, so könnten diese Kreuzungen nicht so einfach ausfallen.

Ich möchte daher als vorläufige Hypothese die *Oenothera*-Mutationen einrangieren in die Klasse der Vererbungserscheinungen, bei denen ein Valenzwechsel vorkommt (s. Vbgl. S. 230) zwischen gewissen Komplexen von Erbeinheiten (biologischen Radikalen). Bezeichnen wir mit *L* oder *l* den für die *lamarckiana* - Stammform charakteristischen Komplex von Faktoren, mit *A* oder *a*, *B* oder *b*, *C* oder *c* ... den Komplex der Mutation *A*, *B*, *C* ..., wobei der große Buchstabe den aktiven, der kleine den latenten Zustand andeutet, so gelten folgende Formeln:

$$\text{lamarckiana} = Labc \dots, \\ \text{Mutation } B = Balc$$

$$\text{Mutation } A = Alb \dots \\ \text{Mutation } C = Cabl \dots; \text{ usw.}$$

II. Kreuzung von Stammform und Mutante.

Derartige Kreuzungen können in drei verschiedenen Weisen verlaufen:

- Die Mutante *gigas* verhält sich zu *lam.*, als ob sie eine echte Art wäre (s. sub IV).
- O. lam.* und *brevistylis* scheinen sich nur in einem allelomorphen Faktorenpaar zu unterscheiden, da sie in typischer Weise mendeln, wobei die Stammform dominiert (de Vries II, S. 157). Die Mutante *nanella* mendelt auch bei der Kreuzung mit *rubrinervis* und *rubiennis* (= *O. biennis* × *cruciata*), während sie sonst den Mutationskreuzungen folgt (s. sub IV). Gates (Bot. Journal 1912) erhielt aus reinen *O. rubrinervis* die durch starkere Rotfarbung ausgezeichnete Mutation *rubricalyx*, welche sich als dominant über die Stammform erwies. Im Gegensatz zu *brevistylis* und *nanella* liegt hier, wie es scheint, eine progressive Mutation vor.
- In allen andern Fällen ergibt *O. lam.* × Mutante in  $F_1$  die beiden elterlichen Formen.

Ist die Mutante *l* gewählt worden, so muß die Kreuzung so verlaufen:

$$\text{Gameten: } \frac{\text{Labc}}{\text{Labc}} \times \frac{\text{Cabl}}{\text{Cabc}} = \text{Cab(L)} + \text{Labc} = \text{Mutante C} + \text{lamarckiana}.$$

In der Tat erscheinen in  $F_1$  stets *lamarckiana* und die betreffende Mutante, welche beide bei Selbstbefruchtung in  $F_2$  sich als konstant erweisen. Die Zahlen schwanken außerordentlich.

Beispiele:

	$F_1$
<i>lam</i> ♀ × <i>nanella</i> ♂	<i>lam.</i> 75 % + <i>nanella</i> 25 % (de Vries).
<i>lam.</i> ♀ × <i>rubrinervis</i> ♂	<i>lam</i> + <i>rubrinervis</i> (19–74% nach de Vries, 71% nach Mac Dougal 1907)
<i>lam.</i> ♀ × <i>rubricalyx</i> ♂	<i>lam</i> + <i>rubricalyx</i> (Gates, 1911 p. 362)
<i>lata</i> ♀ × <i>lam</i> ♂	<i>lam.</i> 78 % + <i>lata</i> 22 % (schwankt zwischen 4–45%) (de Vries)
<i>scintillans</i> ♀ × <i>lam.</i> ♂	<i>lam.</i> 73 % + <i>scintillans</i> 27 %
<i>rubricalyx</i> ♀ × <i>lam</i> ♂	<i>lam.</i> + <i>rubricalyx</i>

Ausnahmen kommen vor, lassen sich aber aus der schwankenden Valenz erklären. So beobachtete de Vries einmal aus *lam.* × *nanella*

nicht in die Stammform zurückschlagen (hierher *laevifolia*, *brevistylis*, *nanella*, *rubrinervis* u. a.) und in die inkonstanten (*lata*, *scintillans*, *elliptica*), welche regelmäßig wieder *lamarkiana* erzeugen.

Für die inkonstanten würde gelten, wenn wir die betreffende Sorte mit A bezeichnen:

$$\text{Gameten: } \frac{Albc}{Albc} \times \frac{Albc}{Albc} = Albc + 2A(L)bc + Labc = A \\ Labc = 3 \text{ Mutanten } A: 1 \text{ lamarkiana.}$$

Mac Dougal erhielt aus *lata* × *lata*: 8 *lam.* + 10 *lata* und dazu 2 *oblonga* und 1 *albida*, de Vries aus *scintillans* × *scintillans* außerordentlich verschiedene Resultate, indem die *scintillans* zwischen 7—93% schwankten, während der Rest aus *lamarkiana* und einigen *oblonga* (3%) und *lata* (1%) bestand. Derartige Differenzen in der Erbkraft kehren bei den meisten Mutationskreuzungen wieder und finden ihre Erklärung entweder in der partiellen Sterilität der Keimzellen der Oenotheren. Heribert-Nilsson vermutet, daß sie auf Raummangel beruht, indem so viele Samen und Pollenkörner angelegt werden, daß sie sich gegenseitig hemmen. Dadurch kann natürlich bald diese, bald jene Gamete in der Über- oder Minderzahl gebildet werden, so daß die Zahlenproportionen der nächsten Generation unkontrollierbar werden. Oder es läßt sich annehmen, daß A (L) b c zuweilen äußerlich als L erscheint. Nach de Vries hängt ja das Schwanken der Erbkraft von äußeren Momenten (Größe der Blüte, Samenreichtum der Frucht, Zahl der Pollenkörner auf der Narbe) ab.

Es fragt sich nun, wie die Konstanz bei *brevistylis*, *nanella* u. a. nach Selbstbefruchtung zu erklären ist. Da *brevistylis* sich rezessiv zu *lam.* verhält, so ist es selbstverständlich, daß sie rein züchtet. Wir würden die Formeln anzunehmen haben *L B* = *lam.*, *L b* = *brevistylis*. Beide Formen haben dasselbe Radikal und unterscheiden sich nur durch ein sekundäres allelomorphes Paar.

Bei den übrigen inkonstanten Mutanten kann man annehmen, daß die Homozygoten zugrunde gehen, wofür mehrfache Beispiele (Vbgl. § 32, 7) vorliegen. Bezeichnen wir *nanella* mit *N l*, so wäre

$$\text{Gameten: } \frac{Nl}{N+L} \times \frac{Nl}{N+L} = NN \text{ stirbt} \quad nanella \quad \text{stirbt.}$$

## II. Kreuzung von Stammform und Mutante.

Derartige Kreuzungen können in drei verschiedenen Weisen verlaufen:

- Die Mutante *gigas* verhält sich zu *lam.*, als ob sie eine echte Art wäre (s. sub IV).
- O. lam.* und *brevistylis* scheinen sich nur in einem allelomorphen Faktorenpaar zu unterscheiden, da sie in typischer Weise mendeln, wobei die Stammform dominiert (de Vries II, S. 157). Die Mutante *nanella* mendelt auch bei der Kreuzung mit *rubrinervis* und *rubiennis* (= *O. biennis* × *cruciata*), während sie sonst den Mutationskreuzungen folgt (s. sub IV). Gates (Bot. Journal 1912) erhielt aus reinen *O. rubrinervis* die durch stärkere Rotfärbung ausgezeichnete Mutation *rubricalyx*, welche sich als dominant über die Stammform erwies. Im Gegensatz zu *brevistylis* und *nanella* liegt hier, wie es scheint, eine progressive Mutation vor.
- In allen andern Fällen ergibt *O. lam.* × Mutante in  $F_1$  die beiden elterlichen Formen.

Ist die Mutante *l* gewählt worden, so muß die Kreuzung so verlaufen:

$$\text{Gameten: } \frac{\text{Labc}}{\text{Labc}} \times \frac{\text{Cabt}}{\text{Labc}} = \text{Cab(L)} + \text{Labc} = \text{Mutante C} + \text{lamarchiana.}$$

In der Tat erscheinen in  $F_1$  stets *lamarchiana* und die betreffende Mutante, welche beide bei Selbstbefruchtung in  $F_2$  sich als konstant erweisen. Die Zahlen schwanken außerordentlich.

### Beispiele:

	$F_1$
<i>lam</i> ♀ × <i>nanella</i> ♂	<i>lam.</i> 75 % + <i>nanella</i> 25 % (de Vries).
<i>lam.</i> ♀ × <i>rubrinervis</i> ♂	<i>lam.</i> + <i>rubrinervis</i> (19—74% nach de Vries, 71% nach Mac Dougal 1907)
<i>lam.</i> ♀ × <i>rubricalyx</i> ♂	<i>lam.</i> + <i>rubricalyx</i> (Gates, 1911 p. 362)
<i>lata</i> ♀ × <i>lam.</i> ♂	<i>lam.</i> 78 % + <i>lata</i> 22 % (schwankt zwischen 4—45%) (de Vries)
<i>scintillans</i> ♀ × <i>lam.</i> ♂	<i>lam.</i> 73 % + <i>scintillans</i> 27 %
<i>rubricalyx</i> ♀ × <i>lam.</i> ♂	<i>lam.</i> + <i>rubricalyx</i>

Ausnahmen kommen vor, lassen sich aber aus der schwankenden Valenz erklären. So beobachtete de Vries einmal aus *lam.* × *nanella*

nur *lam.* (298 Stück). Hier hat also in  $N(L)$  das *L* gesiegt. Gates zog aus *lata*  $\times$  *lam.* 10 *lam.*, 4 *lata* und eine Mittelform, bei der vermutlich beide Valenzen ungefähr gleich stark gewesen waren.

### III. Kreuzung zweier verschiedener Mutanten.

$$(A \times B = \text{lam.} + A + B).$$

Werden zwei verschiedene Mutanten der *lam.* bastardiert, so treten in  $F_1$  die Elternpflanzen neben der Stammform auf, wie nach unsrer Hypothese zu erwarten ist, wenn angenommen wird, daß eine Mutante die andre verdeckt.

$$\text{Gameten: } \frac{\underline{Albc} \times \underline{Balc}}{\underline{Labc} \quad \underline{Labc}} \\ Albc \quad Balc = Labc + A(L)bc + Ba(L)c + ABlabc.$$

*lam.*      *A*      *B*

*A B l a b c* wird wie *A* aussehen, wenn *A* dominiert über *B*, oder wie *B*, wenn das Umgekehrte der Fall ist. Solche Heterozygoten müssen dann in  $F_2$  spalten. Beispiele:

	$F_1$
<i>lata</i> ♀ $\times$ <i>nanella</i> ♂	<i>lam.</i> (25 %) + <i>lata</i> (25 %) + <i>nanella</i> (50 %) (de Vries 1903 S. 421)
<i>scintillans</i> ♀ $\times$ <i>nanella</i> ♂	<i>lam.</i> (25 %) + <i>scintillans</i> (25 %) + <i>nanella</i> (50 %)
<i>lata</i> ♀ $\times$ <i>rubrinervis</i> ♂	<i>lam.</i> (80 %) + <i>lata</i> (etwa 12 %) + <i>rubrinervis</i> (etwa 8 %).

In den folgenden Kreuzungen treten in  $F_1$  nur zwei Formen auf, *lamarchiana* und die heterozygote Mutante, so daß die homozygoten Mutanten entweder wie bei Selbstbefruchtung der konstanten Mutanten absterben oder wie *lamarchiana* aussehen (in  $A [L] b c$  würde also  $L$  dominieren).

	$F_1$		$F_2$
<i>lata</i> ♀ $\times$ <i>brevistylis</i> ♂	<i>lam.</i> 85 %	+	<i>lata</i> 15 %
<i>rubrinervis</i> ♀ $\times$ <i>nanella</i> ♂ (de Vries, 1903 S. 451. Gates 1911)	<i>lam.</i> (8—75 %)	+	<i>rubrin.</i> (92—25 %)
<i>rubricalyx</i> ♀ $\times$ <i>nanella</i> ♂ (Gates 1911)	<i>lam.</i> (16 %)	+	<i>rubricalyx</i> (84 %)

#### IV. Kreuzung zweier *Oenothera*-Arten.

Die Angaben lauten widersprechend und bedürfen weiterer Klärung.

A. Wie es bei der Kreuzung verschiedener Arten zuweilen beobachtet wird, so entstehen auch in diesem Falle Zwischenformen, welche bei Selbstbefruchtung ihre Merkmale nach de Vries konstant vererben, falls sie nicht steril sind. Dabei steht  $F_1$  selten genau in der Mitte zwischen den Eltern, sondern neigt häufig nach der väterlichen Seite, ist »patroklin«.

Beispiele:

$\text{♀ } gigas \times \text{♂ } lumi., breistylistis, rubrinervis = \text{intermediär}$

$\text{♀ } gigas \times \text{♂ } bicoloris, muricata = \text{intermediär, fast steril}$

$\text{♀ } muricata \times \text{♂ } biennis = \text{patroklin}$

$\text{♀ } biennis \times \text{♂ } muricata = \text{patroklin}$

$\text{♀ } lamarkiana \times \text{♂ } biennis = \text{patroklin}$

$\text{♀ } cruciata \times \text{♂ } biennis = rubinensis, \text{wie } bun., \text{aber mit der braunroten Farbe von } cruciata^1$

$\text{♀ } lamarkiana \times \text{♂ } cruciata$  (Mac Dougal 1905 S. 16) = besondere Form mit hellgelbgrauer Farbe.

Mit diesen Angaben von de Vries stimmen diejenigen anderer Forscher nicht überein. Mac Dougal (1905) kreuzte  $\text{♀ } lamarkiana \times \text{♂ } biennis$  und erhielt in  $F_1$  auf 33 Individuen 4 deutlich verschiedene Typen, welche schon als Rosetten unterschieden werden konnten. Heribert-Nilsson (1912) erhielt aus derselben Kreuzung in  $F_1$  Übergangsformen zwischen den Eltern, welche immerhin »stark patroklin« waren, in  $F_2$  5 ebensolche und 1 sehr abweichendes Individuum. Von einem »konstanten« Artbastard kann also nicht die Rede sein, um so weniger, als die reziproke Kreuzung in  $F_1$  *laeta* und *velutina* ergibt (s. sub II). Ebenso vermißte Baur bei einer Kreuzung von *biennis* und *muricata* eine einheitliche  $F_2$ .

B. De Vries (1907) und Gates (1911) haben gezeigt, daß wenn als weibliche Pflanze eine der *lamarkiana* nahverwandte Art (außer *gigas*) und als Pollenträger *lamarkiana* oder eine ihrer Mutanten gewählt wird, zwei neue Formen (»Zwillingsbastarde, twinhybrids«)

<sup>1</sup> Wenn hier der Einfluß der Mutter so deutlich zutage tritt, so wurde Goldschmidts Hypothese der Ausschaltung des weiblichen Kerns (Arch. f. Zellforsch. 9, 1913, S. 333) nicht für alle Fälle zutreffen, denn man kann schwerlich annehmen, daß dieser Einfluß vom Plasma ausgeht. Ebenso wenig paßt sie für *gigas*. In den sub B erwähnten Kreuzungen zerfällt vermutlich nach Ausschaltung des weiblichen Kerns der männliche in aequal in zwei Portionen, welche *laeta* und *velutina* hervorrufen.

- *laeta* und *velutina* zu je 50 % auftreten, von denen *laeta* bei Selbstbefruchtung in F<sub>2</sub> konstant bleibt, während *velutina* Zwerge abspaltet (de Vries 1912). *Laeta* hat breite, glatte, glänzend grüne Blätter und hat überwiegend *lam.*-Eigenschaften (Honing 1911), während *velutina* schmale, rinnigvertiefte, graugrüne Blätter besitzt und mehr an *rubrinervis* erinnert.

*bicuspidata* ♀ × *lam.* oder *brevistylis* oder *rubrinervis* ♂ }  
*muricata* ♀ × *lam.* oder *brevistylis* oder *nauella* ♂ }  
*strigosa* ♀ × *lam.* ♂ } 50 % *laeta* + 50 % *velutina*.  
*hookeri* ♀ × *lam.* ♂ }  
*bicuspidata* ♀ × *rubricalyx* ♂ }

Noch komplizierter wird die Sache bei:

*scintillans* oder *lata* ♀ } etwa 33 % *laeta* + 33 % *velutina*  
× *strigosa* oder *hookeri* oder *bicuspidata* ♂ } + 33 % Mutterpflanze.

Diese »Triplehybrids« (de Vries 1909) entstehen demnach, wenn als Pollenträger solche Arten gewählt werden, welche mit *lam.* Zwillingsbastarde geben. Diese Fälle entziehen sich zurzeit noch einer genaueren Analyse.

#### IV. Verschiedene Auffassungen über die Natur der *O. lamarckiana* und ihrer Mutanten.

Die merkwürdige Pflanze, welche de Vries mit so bewundernswerter Gründlichkeit untersucht hat, hat natürlich eine Fülle von Kontroversen hervorgerufen. Es ergeben sich zwei Hauptfragen:

1. Was ist die Ursache der Mutabilität und in welchem Verhältnis steht sie zu andern Vererbungserscheinungen?

2. Welche Bedeutung haben die *Oenothera*-Mutationen für das Deszendenzproblem? Darf man sie wirklich als neu entstandene »elementare Arten« ansehen und annehmen, daß sie typisch sind für den Ursprung aller neuen Arten? Läßt sich also auf sie wirklich eine »Mutationstheorie des Ursprungs der Arten« aufbauen?

Wir behandeln in diesem Abschnitt die erste Frage.

a) Durch amerikanische Forscher ist festgestellt, daß bei der Bildung der Mutanten sich eine Änderung des Chromosomenbestandes vollziehen kann. Miss A. Lutz (Science 26, 1907, S. 151) fand, daß *lam.* in den vegetativen Zellen 14, *gigas* hingegen 28 Chromosomen besitzt. Gates (Science 27, 1908, S. 193) konstatierte bei

*lata* ebenfalls 14 Chromosomen (zuweilen auch 15; s. Ann. Bot. 26, 1912), ein Beweis, daß die Zahl allein nicht maßgebend ist. Der Bastard *lata* × *gigas* hatte 10—11 Chromosomen in den generativen Kernen =  $\frac{7+14}{2}$ , also die zu erwartende Mittelzahl. Stomps (1912) fand in Übereinstimmung hiermit, daß der Bastard aus ♀ *gigas* × ♂ *biennis* oder *lam.* 21 (14+7) Chromosomen in den vegetativen Kernen führt. Bei *lam.* und einigen Mutanten verläuft die Reduktionsteilung nicht immer ganz normal, so daß allerlei Unregelmäßigkeiten in der Verteilung der Chromosomen eintreten können, woraus sich vielleicht die Schwäche mancher Mutanten und ihre Unfähigkeit, funktionierenden Pollen zu bilden, erklärt.

Eine interessante Beobachtung von Geerts (1911) beweist ebenfalls, daß die Zahl der Chromosomen allein nicht maßgebend ist: *gigas* × *lam.* hat in den vegetativen Zellen in  $F_1$  21 Chromosomen, in  $F_2$  nur 14, indem 7 zerfallen, aber trotzdem sehen die  $F_2$  genau so aus wie die  $F_1$ . Weitergehende Schlüsse lassen sich also vorläufig aus den zytologischen Tatsachen nicht ableiten.

b) Verschiedene Forscher haben daran gedacht, daß die *O. lamarckiana* ein Bastard sein könne, weil Bastarde in ihrer Nachkommenschaft häufig spalten. Sie bildet mit *O. cruciata*, *grandiflora*, *biennis*, *Hookeri*, *muricata* und andern Arten die sog. *biennis*-Gruppe, welche von einer amerikanischen Stammform abgeleitet werden muß. Über die Herkunft der *lam.* ist nichts Sichereres bekannt (s. S. 396), da sie wild in Texas bis jetzt nicht gefunden ist. So liegt die Vermutung nahe, daß sie aus der Kreuzung mehrerer nahverwandter Arten hervorgegangen, also ein Polyhybrid ist, wobei sich gewisse Faktorenkomplexe gebildet haben, die nun von Zeit zu Zeit, ähnlich wie bei mendelnden Bastarden, abgespalten werden. Die Bastardnatur der *lam.* hat zuerst Bateson (1902, S. 153 Anm.) vermutet, weil Pollen und Eichen zuweilen deformiert sind. Lotsy (1906, S. 233), ich u. a. haben sich ihm angeschlossen. Mac Dougal (Am. Naturalist 1903, S. 769) will dieses Argument nicht gelten lassen, weil bei *biennis* noch viel mehr deformierter Pollen vorkommt, hat aber später (1907, S. 10) die Möglichkeit einer früheren Bastardierung zugegeben. Die Tatsache bleibt bestehen,

daß Hybridität die häufigste Ursache für die gleichzeitige Produktion verschiedenartiger Nachkommen aus einem Elternpaar ist, und daß die Möglichkeit hierzu sehr groß gewesen ist, weil die Arten der *biennis*-Gruppe dasselbe Gebiet bewolnen und auf Insektenbefruchtung angewiesen sind. Diese Kreuzungen haben wahrscheinlich besonders häufig zu jener Zeit stattgefunden, als die verschiedenen Arten aus der Stammform entstanden waren, sich also noch näher standen als jetzt. So erklärt es sich, daß Mutationen nicht nur von *lam.* bekannt sind. MacDougal (1907, S. 56) entdeckte bei *O. biennis* und *cruciata* je eine Mutante, bei *grandiflora* 2 und meint, daß unter dem Namen *biennis* ein »Schwarm« sehr nahverwandter elementarer Arten zusammengefaßt wird.

Stomps (1912) beobachtete, daß aus ♀ *biennis* × ♂ *biennis cruciata* in  $F_2$  ein *nanella*-Individuum hervorging mit derselben Bakterienempfindlichkeit wie die Zergmutante von *lam.*; ferner entstand aus ♀ *biennis cruciata* × ♂ *biennis* in  $F_2$  ein *semigigas*-Exemplar. Es war also auch in diesem Falle der Mutation eine Bastardierung vorher gegangen.

Bezüglich des Ursprungs der *lam.* sind die Ergebnisse von Davis (1910, 1911) bedeutungsvoll, welcher *biennis* × *grandiflora* kreuzte und in  $F_1$  verschiedene Individuen erhielt mit einzelnen *lam.*-Eigenschaften. So in einer Kreuzung ein Exemplar, bei dem die Seitenäste wie bei *lam.* angeordnet waren, in einer andern 4 Individuen mit buckligen Blättern wie bei *lam.*, obwohl die Eltern glatte hatten. Viele Bastarde hatten Blüten vom *lam.*-Aussehen. In  $F_2$  war die Variabilität noch größer, aber die Ähnlichkeit mit  $F_1$  nahm nicht zu. Wenn es auch noch nicht gelang, alle *lam.*-Merkmale auf ein Individuum zu vereinigen, so muß mit dieser Möglichkeit gerechnet werden. Bewiesen ist zurzeit natürlich noch nicht, daß bloß diese beiden Arten an der Herkunft der *lam.* beteiligt sind.

Aus diesen Tatsachen darf man schließen, daß die Arten der *biennis*-Gruppe vielfach die gleichen Erbfaktoren besitzen, weil sie von derselben Urform sich ableiten; ferner daß sie sich teilweise untereinander gekreuzt haben, also nicht mehr reine Arten sind und aus diesem Grunde Mutanten abwerfen und zwar zuweilen mit den gleichen Merkmalen. Die Mutabilität kommt also vermutlich der ganzen *biennis*-Gruppe zu. Von

untergeordneter Bedeutung ist die Frage, ob *Iam.* sich direkt von der Urform ableitet oder ob sie sekundär als Mutante abgespalten ist und aus diesem Grunde nicht wild vorkommt, wofür die Versuche von Davis sprechen.

Neuerdings hat Tower (1910, S. 312) sehr interessante Versuche veröffentlicht, welche sehr für diese Auffassung sprechen, da sie beweisen, daß ein Polyhybrid konstant sein, aber dabei doch in geringem Prozentsatz Mutanten abwerfen kann. Er setzte 1905 auf einer Insel im Balsasfluß (Mexiko) drei sehr nahverwandte Blattkäfer (*Leptinotarsa decemlineata* [=A], *oblongata* [=B] und *multituberculata* [=C]) in je 20 Exemplaren aus, nachdem er sich überzeugt hatte, daß auf der Insel und in ihrer Umgebung diese Arten nicht vorkamen. Es trat in  $F_1$  eine Zwischenform (D) zwischen A und B und eine andre (E) zwischen A und C auf und in  $F_4$  (Sept. 1906) eine neue Zwischenform von D und E, welche die Merkmale aller drei Arten in sich vereinigte (s. S. 193). Dieser Polyhybrid war besonders widerstandsfähig, so daß er einen strengen Winter allein überstand und von 1907 ab allein das Feld behauptete. Er wurde 1908 in Chicago weitergezüchtet, erwies sich als konstant, warf aber von Zeit zu Zeit einige neue Formen ab, woraus Tower schließt, »daß die Annahme einer Mutationsperiode, wie sie de Vries für *Oen. lam.* beschreibt, wohl die Variabilität sein kann, welche auf komplizierte Bastardierungen folgt« (S. 315). Als derselbe Versuch 2000 Fuß hoher bei Escamela (Orizaba) wiederholt wurde, erwies sich eine Zwischenform zwischen *decemlineata* und *oblongata* als allein existenzfähig. Auch sie zuchtete in Chicago konstant unter Abwerfung einzelner Mutanten. Die Wiederholung desselben Versuchs im Desert Laboratory in Tuscon (Arizona) führte zur alleinigen Herrschaft von *decemlineata*, welche in Chicago sich als konstant erwies unter Abspaltung von 2—3% Mutanten, welche die Merkmale der Eltern in wechselnder Kombination zeigten. Diese wichtigen Versuche beweisen folgendes:

1. Freie Kreuzung nahverwandter Arten kann zu neuen, konstanten Formen führen.
2. Solche konstante Polyhybride werfen vereinzelt Mutanten ab.
3. Je nach den äußeren Verhältnissen können aus der freien Kreuzung derselben Arten verschiedene Polyhybride hervorgehen.

Aus dem letzten Versuch kann auch mit einiger Wahrscheinlichkeit gefolgert werden, daß ein solcher Polyhybrid äußerlich einer Stammform gleichen kann und dann nur das Abspalten von Mutanten verrät, daß sein Keimplasma andre Elemente enthält.

---

Es fragt sich weiter, ob die Mutabilität zurzeit ganz isoliert dasteht, oder ob wir ähnliche Erscheinungen von Organismen kennen.

c) In der zweiten Auflage dieses Buches habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß die *O. lamarckiana* zu den polymorphen Arten gehöre. Man versteht unter systematischer Polymorphie die Erscheinung, daß eine Art regelmäßig aus verschiedenen Formen sich zusammensetzt, die entweder gleichzeitig [sexueller Dimorphismus, Trimorphismus und eventuell Polymorphismus der sozialen Insekten (siehe Fig. 44, S. 162, von der Ameise *Leptothorax emersoni*, bei der nicht weniger als elf verschiedene weibliche Formen konstant vorkommen)] oder nacheinander (Generationswechsel, Saisondimorphismus) auftreten. In der dritten Auflage habe ich diese Auffassung jedoch aufgegeben, weil die Regelmäßigkeit des Auftretens aller Formen in jedem Generationszyklus für die Polymorphie charakteristisch ist, den *Oenothera*-Mutanten aber nicht zukommt.

Wir wissen zurzeit noch zu wenig darüber, welche Ursachen bei einer polymorphen Art das Auftreten der einen oder der andern Form bedingen, jedoch scheint soviel sicher zu sein, daß erstens nicht einfache Mendelsche Spaltungen vorliegen und daß zweitens jede Form nicht durch einen Erbfaktor, sondern durch einen Komplex verbundener Einheiten bedingt wird, die durch Valenzwechsel bald aktiv, bald latent sein können. Hierin spricht sich eine große Ähnlichkeit mit den *Oenothera*-Mutanten aus, so daß auch diese zur systematischen Polymorphie im weiteren Sinne gerechnet werden können (s. Vbgl. S. 74 und § 36).

Einige Ähnlichkeit besitzen die Oenotheren mit denjenigen variablen Formen, welche de Vries (1906, S. 190ff.) »beständig umschlagende Varietäten« oder »eversporting varieties« genannt hat, und die hauptsächlich bei Kulturpflanzen, namentlich bei Gartenblumen beobachtet werden. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß eine Form stets latent

eine oder mehrere andre enthält, welche bei Selbstbefruchtung unter Valenzwechsel abgespalten werden, daß aber die Erbzahlen außerst schwankend sind. Zum Unterschied von den Oenotheren pflegen diese Zahlen jedoch höher zu sein, so daß die betreffenden Variationen häufiger auftreten, und es liegt auch kein Grund vor, bei diesen beständig umschlagenden Varietäten Komplexe von Erbeinheiten anzunehmen. Sie können auf einem Faktor beruhen, da sie einfacherer Natur sind und keine Habitusänderungen bedingen. Hierhin gehören z. B. die Blüten des Löwenmauls, welche in sehr wechselnder Färbung auftreten. De Vries (1901, S. 494) untersuchte *Antirrhinum majus* in der Varietät *luteum rubrostriatum*, welches gelbe Blüten mit roten Streifen besitzt, aber sehr inkonstant ist, indem die Streifen sehr verschieden breit oder die Blüten rein rot sein können. Außerdem entstehen häufig rot-blütige Zweige als Knospenvariation. Bei Selbstbefruchtung ergab sich folgende Erblichkeit:

die feinstreifigen Exemplare sind zu 95—98 % erblich, geben 5—2 % rote							
» breitstreifigen	»	»	» etwa 70 %	»	» etwa 30 %	»	
» roten	»	»	» 75 %	»	»	» 25 % gestreifte.	

Da die Stammform von *Antirrhinum majus* rot blut, so sind die roten Blüten der Varietät als Rückschläge (Atavisten) zu deuten.

Zu diesen beständig umschlagenden Varietäten gehören besonders viele Anomalien: gefüllte Blüten, panachierte Blätter, Pistillodie (Umwandlung der Staubgefäß in Stempel) des Mohns, Trikotylie und Synkotylie (Dreizahl, Verwachsung der Keimblätter), Zwangsdrehungen und Fasciation (Verbreiterung) des Stengels, Ascidien (Becherbildung) der Blätter u. a. Wir verdanken de Vries sehr wertvolle und umfangreiche Untersuchungen über die Erblichkeit dieser Varietäten, die bald eine geringe (»Halbrassen« von de Vries), bald eine höhere (»Mittelrassen«) ist. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sagt man für Halbrassen besser Schwachrassen, denn halb und mittel decken sich im gewöhnlichen Sprachgebrauch. Das Charakteristische ist, daß in allen diesen Fällen auch durch andauernde Selektion — soweit die Versuche von de Vries hierüber ein Urteil gestatten — keine völlige Konstanz zu erzielen ist. Das betreffende Organ pendelt zwischen zwei Extremen, z. B. die Blüte zwischen dem ungefüllten und gefüllten Zustande, das

Aus dem letzten Versuch kann auch mit einiger Wahrscheinlichkeit gefolgert werden, daß ein solcher Polyhybrid äußerlich einer Stammform gleichen kann und dann nur das Abspalten von Mutanten verrät, daß sein Keimplasma andre Elemente enthält.

---

Es fragt sich weiter, ob die Mutabilität zurzeit ganz isoliert dasteht, oder ob wir ähnliche Erscheinungen von Organismen kennen.

c) In der zweiten Auflage dieses Buches habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß die *O. lamarchiana* zu den polymorphen Arten gehöre. Man versteht unter systematischer Polymorphie die Erscheinung, daß eine Art regelmäßig aus verschiedenen Formen sich zusammensetzt, die entweder gleichzeitig [sexueller Dimorphismus, Trimorphismus und eventuell Polymorphismus der sozialen Insekten (siehe Fig. 44, S. 162, von der Ameise *Leptothorax emersoni*, bei der nicht weniger als elf verschiedene weibliche Formen konstant vorkommen)] oder nacheinander (Generationswechsel, Saisondimorphismus) auftreten. In der dritten Auflage habe ich diese Auffassung jedoch aufgegeben, weil die Regelmäßigkeit des Auftretens aller Formen in jedem Generationszyklus für die Polymorphie charakteristisch ist, den *Oenothera*-Mutanten aber nicht zukommt.

Wir wissen zurzeit noch zu wenig darüber, welche Ursachen bei einer polymorphen Art das Auftreten der einen oder der andern Form bedingen, jedoch scheint soviel sicher zu sein, daß erstens nicht einfache Mendelsche Spaltungen vorliegen und daß zweitens jede Form nicht durch einen Erbfaktor, sondern durch einen Komplex verbundener Einheiten bedingt wird, die durch Valenzwechsel bald aktiv, bald latent sein können. Hierin spricht sich eine große Ähnlichkeit mit den *Oenothera*-Mutanten aus, so daß auch diese zur systematischen Polymorphie im weiteren Sinne gerechnet werden können (s. Vbgl. S. 74 und § 36).

Einige Ähnlichkeit besitzen die Oenotheren mit denjenigen variablen Formen, welche de Vries (1906, S. 190ff.) »beständig umschlagende Varietäten« oder »eversporting varieties« genannt hat, und die hauptsächlich bei Kulturpflanzen, namentlich bei Gartenblumen beobachtet werden. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß eine Form stets latent

Ich erinnere an die über 100 *Gammarus*-Arten, welche nach Dybowskij im Baikalsee leben, an die etwa 80 Chromidenarten des Tanganjikasees, an den Artenreichtum der Achatinellen auf den Sandwichinseln Oahu und Molokai, und an die zahlreichen, merkwürdig bizarren Cladoceren, die G. O. Sars vom Kaspisee als Arten der Gattungen *Cercopagis* und *Apagis* beschrieben hat und von der weit verbreiteten Gattung *Bythotrephes* ableitet. Es bleibt natürlich noch zu untersuchen, wie weit biologische Isolation (s. Register) bei der Erzeugung oder Erhaltung solcher nahverwandter Formen auf demselben Gebiete mitgewirkt hat, aber die Möglichkeit ist nicht zu bestreiten, daß plötzliche Mutabilität nach Art der Oenotheren die Hauptquelle eines lokalen Formenreichtums gewesen sein kann, welcher zu echten Arten führte, indem die einzelnen Formen sexuell isoliert wurden (vgl. hierüber Kap. IV, III). Es wäre möglich, daß solche multiple Artbildung gar nicht so sehr selten eintritt, daß aber die meisten so geschaffenen Formen sich im Kampf ums Dasein nicht zu halten vermögen, da sie weniger angepaßt sind in einem oder in mehreren Organisationspunkten als die Stammart. Sehen wir doch, daß keine Mutante der *O. lamarkiana* diese auf dem freien Felde zu Hilversum zu verdrängen vermochte, und daß nur *laevifolia* und *brevistylis* sich hier in einer kleinen Zahl von Individuen halten konnten.

Diese beiden Mutanten beweisen aber deutlich, daß Mutabilität zu neuen existenzfähigen Formen führen kann, die bei weiterer Ausbreitung gewisse ihnen besonders zusagende Regionen eventuell allein in Beschlag nehmen und dann als echte Arten erscheinen werden, da eine Vermischung mit der Stammform unmöglich ist. Mac Dougal (1907, S. 84) weist darauf hin, daß *O. biennis* aus einem ganzen »Schwarm« von Unterarten besteht, die vielfach dasselbe Gebiet bewohnen oder hinsichtlich der Verbreitung ineinander übergreifen. Dasselbe gilt für die Gattungen *Crataegus* und *Opuntia*. Man wird hieraus wieder auf ein gesellschaftliches Entstehen auf demselben Gebiet schließen und aus allen diesen Tatsachen den Satz ableiten dürfen, daß Mutabilität von Polyhybriden nach Art der *O. lamarkiana* nahverwandte Arten sprungartig erzeugen kann. Dürfen wir aber hieraus weiter folgern, daß alle neuen Arten in dieser Weise als plötzliche Habitusänderungen her-

Blatt zwischen rein grün und stark gesleckt, hin und hier, aber es gelingt nie bei diesen Varietäten, beide Zustände völlig zu trennen. Man wird wohl mit de Vries annehmen dürfen, daß dann zwei verschiedene antagonistische Erbeinheiten im Keimplasma stets zusammen vorkommen, eine aktive und eine latente. Die Übergänge kommen dadurch zustande, daß die aktive Anlage durch die latente mehr oder weniger beeinflußt wird. In ganz seltenen Fällen gelangen beide zur Aktivität, z. B. wenn bei *Anemone coronaria* dieselbe Blüte zur einen Hälfte gefüllt, zur andern einfach ist (de Vries, 1906, S. 311). Welche Anlage zur Aktivität gelangt, hängt sicherlich von inneren, aber auch von äußeren Verhältnissen ab, denn die Erfahrung lehrt, daß durch gute Ernährung der Prozentsatz der Anomalien steigt, während bei ungünstigen Einflüssen die Zahl der Atavisten, d. h. der normalen Exemplare, zunimmt. Die inkonstanten *Oenothera*-Mutationen haben nun offenbar eine große Ähnlichkeit mit diesen beständig umschlagenden Varietäten. Eine *O. scintillans*, *elliptica* und *sublinearis* wiederholt bei Selbstbefruchtung sich selbst nur bei einem Teil der Nachkommen, während die übrigen zu einer oder zu mehreren andern Formen gehören: Ein Unterschied ist jedoch darin gegeben, daß jene Varietäten nur in einem Merkmal, die inkonstanten Mutationen in mehreren Merkmalen voneinander abweichen und ein bestimmter Kreis von Abweichungen jedesmal zusammen auftritt. Von diesen inkonstanten Mutationen unterscheiden sich die konstanten nur graduell, indem bei ihnen die Fähigkeit zu mutieren sehr abgenommen hat, sich nicht in jeder Generation zeigt und auch nicht zu einem Rückschlag zur Stammform *O. lamarckiana* führt.

## V. Die deszendenztheoretische Bedeutung der *Oenothera*-Mutabilität.

Welche Bedeutung besitzen nun die an dieser interessanten Pflanze festgestellten Tatsachen für das Problem der Entstehung neuer Formen? Von manchen Arten (*Draba verna*, *Salix*-, *Rubus*-, *Hieraciumspecies*) kennt man eine sehr große Zahl von Unterarten, welche auf demselben Gebiete vorkommen, woraus Nägeli den Schluß zog, daß ein »gesellschaftliches Entstehen« derselben anzunehmen sei. Aus dem Tierreiche ist Ähnliches bekannt.

Ich erinnere an die über 100 *Gammarus*-Arten, welche nach Dybowsky im Baikalsee leben, an die etwa 80 Chromidenarten des Tanganjikasees, an den Artenreichtum der Achatinellen auf den Sandwichinseln Oahu und Molokai, und an die zahlreichen, merkwürdig bizaren Cladoceren, die G. O. Sars vom Kaspisee als Arten der Gattungen *Cercopagis* und *Apagis* beschrieben hat und von der weit verbreiteten Gattung *Bythotrephes* ableitet. Es bleibt natürlich noch zu untersuchen, wie weit biologische Isolation (s. Register) bei der Erzeugung oder Erhaltung solcher nahverwandter Formen auf demselben Gebiete mitgewirkt hat, aber die Möglichkeit ist nicht zu bestreiten, daß plötzliche Mutabilität nach Art der Oenotheren die Hauptquelle eines lokalen Formenreichtums gewesen sein kann, welcher zu echten Arten führte, indem die einzelnen Formen sexuell isoliert wurden (vgl. hierüber Kap. IV, III). Es wäre möglich, daß solche multiple Artbildung gar nicht so sehr selten eintritt, daß aber die meisten so geschaffenen Formen sich im Kampf ums Dasein nicht zu halten vermögen, da sie weniger angepaßt sind in einem oder in mehreren Organisationspunkten als die Stammart. Sehen wir doch, daß keine Mutante der *O. lamarckiana* diese auf dem freien Felde zu Hilversum zu verdrängen vermochte, und daß nur *laevifolia* und *brevistylis* sich hier in einer kleinen Zahl von Individuen halten konnten.

Diese beiden Mutanten beweisen aber deutlich, daß Mutabilität zu neuen existenzfähigen Formen führen kann, die bei weiterer Ausbreitung gewisse ihnen besonders zusagende Regionen eventuell allein in Beschlag nehmen und dann als echte Arten erscheinen werden, da eine Vermischung mit der Stammform unmöglich ist. Mac Dougal (1907, S. 84) weist darauf hin, daß *O. biennis* aus einem ganzen »Schwarm« von Unterarten besteht, die vielfach dasselbe Gebiet bewohnen oder hinsichtlich der Verbreitung ineinander übergreifen. Dasselbe gilt für die Gattungen *Crataegus* und *Opuntia*. Man wird hieraus wieder auf ein gesellschaftliches Entstehen auf demselben Gebiet schließen und aus allen diesen Tatsachen den Satz ableiten dürfen, daß Mutabilität von Polyhybriden nach Art der *O. lamarckiana* nahverwandte Arten sprungartig erzeugen kann. Dürfen wir aber hieraus weiter folgern, daß alle neuen Arten in dieser Weise als plötzliche Habitusänderungen her-

Blatt zwischen rein grün und stark gesleckt, hin und her, aber es gelingt nie bei diesen Varietäten, beide Zustände völlig zu trennen. Man wird wohl mit de Vries annehmen dürfen, daß dann zwei verschiedene antagonistische Erbeinheiten im Keimplasma stets zusammen vorkommen, eine aktive und eine latente. Die Übergänge kommen dadurch zustande, daß die aktive Anlage durch die latente mehr oder weniger beeinflußt wird. In ganz seltenen Fällen gelangen beide zur Aktivität, z. B. wenn bei *Anemone coronaria* dieselbe Blüte zur einen Hälfte gefüllt, zur andern einfach ist (de Vries, 1906, S. 311). Welche Anlage zur Aktivität gelangt, hängt sicherlich von inneren, aber auch von äußeren Verhältnissen ab, denn die Erfahrung lehrt, daß durch gute Ernährung der Prozentsatz der Anomalien steigt, während bei ungünstigen Einflüssen die Zahl der Atavisten, d. h. der normalen Exemplare, zunimmt. Die inkonstanten *Oenothera*-Mutationen haben nun offenbar eine große Ähnlichkeit mit diesen beständig umschlagenden Varietäten. Eine *O. scintillans*, *elliptica* und *sublinearis* wiederholt bei Selbstbefruchtung sich selbst nur bei einem Teil der Nachkommen, während die übrigen zu einer oder zu mehreren andern Formen gehören. Ein Unterschied ist jedoch darin gegeben, daß jene Varietäten nur in einem Merkmal, die inkonstanten Mutationen in mehreren Merkmalen voneinander abweichen und ein bestimmter Kreis von Abweichungen jedesmal zusammen auftritt. Von diesen inkonstanten Mutationen unterscheiden sich die konstanten nur graduell, indem bei ihnen die Fähigkeit zu mutieren sehr abgenommen hat, sich nicht in jeder Generation zeigt und auch nicht zu einem Rückschlag zur Stammform *O. lamarckiana* führt.

#### V. Die deszendenztheoretische Bedeutung der *Oenothera*-Mutabilität.

Welche Bedeutung besitzen nun die an dieser interessanten Pflanze festgestellten Tatsachen für das Problem der Entstehung neuer Formen? Von manchen Arten (*Draba verna*, *Salix*-, *Rubus*-, *Hieraciumspecies*) kennt man eine sehr große Zahl von Unterarten, welche auf demselben Gebiete vorkommen, woraus Nägeli den Schluß zog, daß ein »gesellschaftliches Entstehen« derselben anzunehmen sei. Aus dem Tierreiche ist Ähnliches bekannt.

daß es sich bei der gewöhnlichen Varietäten- und Artbildung um Abänderung und wechselnde Kombination selbständiger Erbeinheiten, bei der *Oenothera*-Mutation um Neugruppierung und Valenzwechsel ganzer Komplexe von Faktoren handelt. Die Mutabilität ist daher nicht der gewöhnliche, sondern ein aberranter Typus der Artbildung, über dessen Häufigkeit und Verbreitung freilich zurzeit noch kein Urteil abgegeben werden kann.

Der Gegensatz zwischen Habitusmutabilität und Mendelscher Vererbung ist zwar nicht ganz scharf, weil auch innerhalb einer *Oenothera*-mutante und zwischen mehreren derselben echte mendelnde Unterschiede vorkommen. Diese Mutanten sind also keine bei Selbstbefruchtung völlig konstante elementare Arten.

Ad. 2. Die Seltenheit, d. h. die geringe Individuenzahl der Mutanten bei ihrem ersten Auftreten spricht nicht zugunsten ihrer deszendenztheoretischen Bedeutung. Im Kampf ums Dasein spielt die Zahl der Individuen eine große Rolle. Tritt die neue Mutation sofort in einer großen Anzahl von Exemplaren auf, so vermag sie sich neben der herrschenden Form viel leichter zu halten, als wenn nur sehr wenige Vertreter derselben vorhanden sind, wobei ich annehme, daß die neue Unterart hinter der Stammart weder in den Anpassungen noch in der Fruchtbarkeit zurücksteht, daß also die Elimination nur von zufälligen Situationsvorteilen abhängt. Nehmen wir an, daß auf einem bestimmten Raum 1000 einjährige Pflanzen einer Art gedeihen können und daß darunter 1% = 10 Mutanten sind. Wenn jedes Individuum 1000 Samen produziert, so werden im nächsten Jahre 1000000 Konkurrenten vorhanden sein, von denen 999000 zugrunde gehen müssen, damit 1000 Exemplare aufkommen. Unter diesen 1000 beständigen sollten der Berechnung nach 10 Mutanten sein, d. h. die neue Form würde sich auf der ursprünglichen Höhe gehalten haben. Es leuchtet aber ein, daß der Zufall es sehr leicht so fügen kann, daß diese 10 sich unter den 999000 dem Tode geweihten befinden, was das Aussterben der neuen Form bedeuten würde. Selbst bei 3% Mutanten konnte dieses Ereignis sehr leicht eintreten und sich Jahr für Jahr wiederholen. Hierin liegt ein schweres Bedenken gegen die de Vrieschen Mutationen, denn in einer 10jährigen Kultur von etwa 53000 Individuen war die häufigste nur in einem Prozentsatz

vorgehen? De Vries gab dem ersten Bande der »Mutationstheorie« den Untertitel: »Die Entstehung der Arten durch Mutation« und läßt keinen Zweifel darüber, daß nach seiner Ansicht die Evolution prinzipiell überall in derselben Weise sich abspielt wie bei der *O. lamarchiana*. Hiergegen lassen sich sehr gewichtige Einwände vorbringen, ja es läßt sich mit Leichtigkeit zeigen, daß die Mutationstheorie als allgemeine Evolutionserklärung vollständig gescheitert ist. Die Mutationen (= plötzliche Habitusänderungen) sind nicht die Hauptbausteine der Artbildung gewesen, weil

1. die meisten Varietäten und Arten nur in einzelnen Merkmalen, welche auf voneinander unabkömmligen Faktoren beruhen, und häufig sogar nur quantitativ voneinander abweichen;
2. die Mutanten zu selten auftreten und
3. aus ihnen keine Anpassungen entstehen und progressiv sich vervollkommen können.

Ad. 1. Die neueren Erblichkeitsstudien haben deutlich gezeigt, daß die meisten Varietäten untereinander und von der Stammform differieren durch einzelne Merkmale, welche völlig unabhängig voneinander sind und nach der Mendelschen Regel in der mannigfältigsten Weise kombiniert werden können und zwar so, daß einige dieser Kombinationen sofort bei Paarung inter se oder bei Selbstbefruchtung erblich konstant sich vermehren, also bei örtlicher oder sexueller Isolation sofort als echte Arten erscheinen müssen. Der Formenreichtum der bis jetzt untersuchten Arten hat sich bis jetzt in allen Fällen auf Mendelsche Faktorenkombination zurückführen lassen, während kein anderes Beispiel von *Oenothera*-Mutabilität gefunden worden ist, abgesehen von den Tower-schen Polyhybriden. In sehr vielen Fällen sind die Unterschiede zwischen Varietät und Stammform oder zwischen nahverwandten Arten rein quantitativer Natur und beruhen ebenfalls auf selbständigen Erbinheiten. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, daß in der Natur die neuen Varietäten, nicht wie die *Oenothera*-Mutanten ein andres Habitusbild, d. h. neue Eigenschaften in fast allen Organen besitzen, sondern nur einige Merkmale haben sich leicht verändert, und erst nach und nach im Laufe der Zeiten summieren sich diese Veränderungen und führen damit zu neuen Arten. Theoretisch erklären wir diesen Gegensatz so,

daß es sich bei der gewöhnlichen Varietäten- und Artbildung um Abänderung und wechselnde Kombination selbständiger Erbeinheiten, bei der *Oenothera*-Mutation um Neugruppierung und Valenzwechsel ganzer Komplexe von Faktoren handelt. Die Mutabilität ist daher nicht der gewöhnliche, sondern ein aberranter Typus der Artbildung, über dessen Häufigkeit und Verbreitung freilich zurzeit noch kein Urteil abgegeben werden kann.

Der Gegensatz zwischen Habitusmutabilität und Mendelscher Vererbung ist zwar nicht ganz scharf, weil auch innerhalb einer *Oenothera*-mutante und zwischen mehreren derselben echte mendelnde Unterschiede vorkommen. Diese Mutanten sind also keine bei Selbstbefruchtung völlig konstante elementaren Arten.

Ad. 2. Die Seltenheit, d. h. die geringe Individuenzahl der Mutanten bei ihrem ersten Auftreten spricht nicht zugunsten ihrer deszendenz-theoretischen Bedeutung. Im Kampf ums Dasein spielt die Zahl der Individuen eine große Rolle. Tritt die neue Mutation sofort in einer großen Anzahl von Exemplaren auf, so vermag sie sich neben der herrschenden Form viel leichter zu halten, als wenn nur sehr wenige Vertreter derselben vorhanden sind, wobei ich annehme, daß die neue Unterart hinter der Stammart weder in den Anpassungen noch in der Fruchtbarkeit zurücksteht, daß also die Elimination nur von zufälligen Situationsvorteilen abhängt. Nehmen wir an, daß auf einem bestimmten Raum 1000 einjährige Pflanzen einer Art gedeihen können und daß darunter 1% = 10 Mutanten sind. Wenn jedes Individuum 1000 Samen produziert, so werden im nächsten Jahre 1000000 Konkurrenten vorhanden sein, von denen 999000 zugrunde gehen müssen, damit 1000 Exemplare aufkommen. Unter diesen 1000 beati possidentes sollten der Berechnung nach 10 Mutanten sein, d. h. die neue Form wurde sich auf der ursprünglichen Höhe gehalten haben. Es leuchtet aber ein, daß der Zufall es sehr leicht so fügen kann, daß diese 10 sich unter den 999000 dem Tode geweihten befinden, was das Aussterben der neuen Form bedeuten würde. Selbst bei 3% Mutanten könnte dieses Ereignis sehr leicht eintreten und sich Jahr für Jahr wiederholen. Hierin liegt ein schweres Bedenken gegen die de Vrieschen Mutationen, denn in einer 10jährigen Kultur von etwa 53000 Individuen war die häufigste nur in einem Prozentsatz

von 0,7 vertreten. Vgl. Variabilität *D*, S. 520, wo gezeigt wird, daß eine Mutante die Stammform nur verdrängen kann, wenn sie ihr im Kampf ums Dasein überlegen ist.

Ad. 3. Noch ernstere Bedenken entspringen der Erwägung, daß die Mutationen der *Oenothera* völlig ungeeignet sind, uns die Entstehung der Anpassungen zu erklären. Man bedenke, daß sie sich durch »kleine Unterschiede in fast allen Punkten« von der *O. lamarckiana* unterscheiden. Die Abänderungen betreffen also fast alle Organe, sind dabei aber völlig richtungslos. *Gigas* ist stärker, *albida* schwächer geworden in der Gesamterscheinung. *Lata* hat breitere, *oblonga* schmälere Blätter erhalten. Die Blüten sind bei *gigas* größer, bei *rubrinervis* tiefer gelb, bei *scintillans* kleiner und bei *albida* blässer geworden. Die Kapseln sind bei *rubrinervis* länger, bei *gigas* dicker, bei *lata* mehr gerundet, bei *oblongata* kleiner und bei *brevistylis* fast ohne Samen. De Vries zieht hieraus den Schluß (1906, S. 351), »daß fast alle Eigenschaften in entgegengesetzten Richtungen variieren, und daß unsre Gruppe von Mutanten reichliches Material für den Aussiebevorgang der natürlichen Zuchtwahl liefert«. Ich möchte sagen, es ist zuviel Material vorhanden, so viel, daß überhaupt nichts Passendes übrig bleibt. Denn wenn jeder neue Mutationsstoß alle Organe einer Art in Mitleidenschaft zieht und sie regel- und richtungslos abändert, so ist es klar, daß keine Verbesserungen, sondern nur Rückschritte dabei herauskommen. Wenn ein Ingenieur eine Maschine dadurch zu vervollkommen sucht, daß er an allen wichtigen Teilen aufs Geratewohl irgend eine Änderung vornimmt, so wird er immer nur traurige Resultate erleben, selbst wenn er dieses Experiment mit sehr verschiedenen Kombinationen von Abänderungen anstellt. Die *Oenothera*-Mutationen sind zum phyletischen Fortschritt ungeeignet, weil die Abänderungen korrelativ verknüpft sind und weil kein Organ seine eigne Entwicklungsrichtung einhalten kann. Gewiß muß jedes Organ nach allen Richtungen hin variieren können, damit in jeder Notlage wenigstens einige Individuen die Art zu erhalten vermögen; insofern muß also die Variabilität richtungslos sein. Aber jedes Organ muß in seiner Differenzierung selbständig sein, das eine muß sich progressiv, das andre regressiv verändern und das dritte

lange Zeiten hindurch unverändert bleiben können. Wenn aber jede neue Mutation alle wichtigen Teile regellos umgestaltet, so können günstigstenfalls einige Verbesserungen eintreten, während die meisten Organe sich verschlechtern werden, da viel mehr Wege zum Rückschritt als zum Fortschritt führen.. Das Gesamtresultat wird also ein Rückschritt sein. Tatsächlich war ja auch keine Mutation der *O. lamarckiana* irgendwie überlegen. Auf jenem Felde bei Hilversum traten »im wesentlichen dieselben« Formen auf wie in den Kulturen, aber sie gingen »meist bald zugrunde« (1901, S. 359). Nur zwei Habitusänderungen (*laevifolia* und *brevistylis*) hielten sich in geringer Zahl während einiger Jahre, woraus aber noch keineswegs folgt, daß sie auf die Dauer sich halten werden. Bei erschwerten Existenzbedingungen wird sicherlich *brevistylis* unterliegen, weil sie »fast keine Samen bildet«. So bestätigt also die Erfahrung durchaus das Ergebnis der theoretischen Erwägungen.

Ein letztes Bedenken knüpft sich an die de Vriesche Annahme, daß die Mutabilität nur periodisch auftreten und mit langen Intervallen von Konstanz abwechseln soll. Wenn damit gesagt sein soll, daß während eines solchen Intervalls kein äußerer Reiz erbliche Variationen zu erzeugen vermag, so widerspricht diese Hypothese aller Erfahrung, denn jede genau untersuchte Art hat bis jetzt gezeigt, daß sie erbliche Rassen umschließt. Akzeptieren wir aber einmal diese Annahme, so würde die Möglichkeit einer Evolution dadurch sehr eingeengt, denn da der Kampf ums Dasein beständig hin und herschwankt und bald diese, bald jene Anforderung an den Organismus stellt, so würde eine solche konstante Form sehr bald aussterben. Natürlich ist jene Annahme von »Mutationsperioden« kein notwendiger Bestandteil der de Vrieschen Theorie. Die scheinbare Konstanz kann sehr wohl durch den Mangel intensiver Reize, also durch periodische Konstanz der Umwelt erklärt werden.

Ich möchte das Ergebnis unsrer Untersuchung über die deszendenztheoretische Bedeutung der Mutationen, wenn darunter plötzliche Habitusänderungen nach Art der Mutanten der *O. lamarckiana* verstanden werden, in fast dieselben Worte kleiden, mit denen ich 1904 meinen Berner Vortrag geschlossen habe. Die Mutationen sind nicht das Material gewesen, welches eine Entwicklung, eine Evolution, von ursprünglich einfachen

von 0,7 vertreten. Vgl. Variabilität *D*, S. 520, wo gezeigt wird, daß eine Mutante die Stammform nur verdrängen kann, wenn sie ihr im Kampf ums Dasein überlegen ist.

Ad. 3. Noch ernstere Bedenken entspringen der Erwägung, daß die Mutationen der *Oenothera* völlig ungeeignet sind, uns die Entstehung der Anpassungen zu erklären. Man bedenke, daß sie sich durch »kleine Unterschiede in fast allen Punkten« von der *O. lamarckiana* unterscheiden. Die Abänderungen betreffen also fast alle Organe, sind dabei aber völlig richtungslos. *Gigas* ist stärker, *albida* schwächer geworden in der Gesamterscheinung. *Lata* hat breitere, *oblonga* schmälere Blätter erhalten. Die Blüten sind bei *gigas* größer, bei *rubrinervis* tiefer gelb, bei *scintillans* kleiner und bei *albida* blässer geworden. Die Kapseln sind bei *rubrinervis* länger, bei *gigas* dicker, bei *lata* mehr gerundet, bei *oblongata* kleiner und bei *brevistylis* fast ohne Samen. De Vries zieht hieraus den Schluß (1906, S. 351), »daß fast alle Eigenschaften in entgegengesetzten Richtungen variieren, und daß unsre Gruppe von Mutanten reichliches Material für den Aussiebevorgang der natürlichen Zuchtwahl liefert«. Ich möchte sagen, es ist zuviel Material vorhanden, so viel, daß überhaupt nichts Passendes übrig bleibt. Denn wenn jeder neue Mutationsstoß alle Organe einer Art in Mitleidenschaft zieht und sie regel- und richtungslos abändert, so ist es klar, daß keine Verbesserungen, sondern nur Rückschritte dabei herauskommen. Wenn ein Ingenieur eine Maschine dadurch zu vervollkommen sucht, daß er an allen wichtigen Teilen aufs Geratewohl irgend eine Änderung vornimmt, so wird er immer nur traurige Resultate erleben, selbst wenn er dieses Experiment mit sehr verschiedenen Kombinationen von Abänderungen anstellt. Die *Oenothera*-Mutationen sind zum phyletischen Fortschritt ungeeignet, weil die Abänderungen korrelativ verknüpft sind und weil kein Organ seine eigne Entwicklungsrichtung einhalten kann. Gewiß muß jedes Organ nach allen Richtungen hin variieren können, damit in jeder Notlage wenigstens einige Individuen die Art zu erhalten vermögen; insofern muß also die Variabilität richtungslos sein. Aber jedes Organ muß in seiner Differenzierung selbständig sein, das eine muß sich progressiv, das andre regressiv verändern und das dritte

Ferner bezeichnet er die in Wäldern lebende Form von *Helix hispida*, bei der Tier und Schale besonders dunkel sind, als *mutatio rubiginosa*.

B. Die Mutationen der Paläontologen — Waagen (1869), Neumayr (1889), Scott (1894) — im Sinne von phyletischen Stadien, welche in geologischen Epochen aufeinander folgen.

Waagen hat bei der Untersuchung der Formenreihe des *Ammolites subradiatus* zuerst unterschieden zwischen »raumlichen und zeitlichen Varietäten«. Für die ersten, also für die gleichzeitig nebeneinander an einer Art beobachteten Abänderungen will er den Ausdruck »Varietäten« beibehalten, während er die zeitlich aufeinander folgenden Evolutionsstadien als »Mutationen« bezeichnet. Die beiden andern eben genannten Paläontologen sind seinem Beispiele gefolgt. Nun liegt es auf der Hand, daß man an einer fossilen phyletischen Reihe bei reichlichem Material solche Variationen unterscheiden kann, welche zu neuen Arten geführt haben, und solche, welche keinen Einfluß auf die Evolution hatten. In diesem Sinne läßt sich also gegen eine Unterscheidung von Varietäten und Mutationen nichts sagen. Eine tiefere Bedeutung aber kommt ihr trotzdem nicht zu, denn niemand ist imstande, an einer rezenten Art diese Unterscheidung durchzuführen, wie schon die Vettern Sarasin (1899, S. 233) mit Recht bemerkt haben. Hier kennen wir nur »individuelle Variationen«, und welche von diesen im Laufe der Zeit verschwinden und welche bei der Transmutation sich erhalten werden, läßt sich nur in den seltensten Fällen vermuten. In meiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonen« (Teil C, S. 537) habe ich gezeigt, daß bei diesen Tieren die individuellen Variationen zum großen Teil denselben Charakter haben wie die phyletischen Veränderungen, also wie die Mutationen. Welche Variationen jedoch mit den letzteren übereinstimmen und also voraussichtlich die Grundlage einer späteren Artumwandlung darstellen, läßt sich erst auf Grund sehr detaillierter vergleichend anatomischer Studien feststellen, und auch nur dann, wenn diese letzteren zur Erkenntnis bestimmter Evolutionsrichtungen geführt haben. Um dies an einem Beispiel zu erläutern, so besitzt die Mehrzahl der Chitonen zwei Paar Herzostien, einige hochdifferenzierte Arten drei oder gelegentlich sogar vier Paare. Wenn nun bei einer Spezies der ersten Kategorie zuweilen Individuen beobachtet werden,

zu immer komplizierteren Lebewesen ermöglichte; sie haben also nicht die eigentlich führende Rolle in der Stammesgeschichte der Organismen gespielt. Dagegen haben sie wohl dazu beitragen können, auf einer bestimmten Stufe der Organisation den Reichtum an nahverwandten Formen zu vergrößern. Dabei scheinen sehr häufig minder gut angepaßte Unterarten zu entstehen, die dann durch die Auslese rasch entfernt werden. Die Mutationen sind aufzufassen als plötzliche Valenzänderungen des Keimplasmas und äußern sich darin, daß zahlreiche Organe oder Eigenschaften in geringfügiger Weise, aber nach den verschiedensten Richtungen hin, sich verändern. Solche Valenzschwankungen scheinen die Folge früherer Polyhybridisation zu sein, denn Mutanten sind bei mehreren *Oenothera*-Arten beobachtet worden, und diese haben sich wohl als junge Arten vielfach vermengt. Ebenso sprechen die Towerschen *Leptinotarsa*-Versuche dafür, daß Polyhybride zum Abwerfen vereinzelter Mutanten neigen. Die Mutationen dürfen also nicht überschätzt werden; sie bedingen nicht die Hauptäste des Stammbaums, sondern höchstens unbedeutende Seitenzweige.

#### VI. Vieldeutigkeit des Wortes „Mutation“.

Leider wird das Wort »Mutation« in so verschiedenem Sinne gebraucht, daß es fast wertlos geworden ist. Jedenfalls muß man, wenn von Mutationen die Rede ist, zunächst immer fragen, was darunter gemeint ist. Einige Worte zur Klärung dürften daher wohl am Platze sein.

A. Mutation im Sinne von leichter Abänderung. Bei Zoologen (und vermutlich auch bei Botanikern) aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts bedeutet das Wort soviel wie eine geringfügige Abänderung. So bezeichnet J. D. Hartmann in seinem Werke über die Erd- und Süßwassergastropoden der Schweiz (Bd. I, St. Gallen 1844, S. XVI) als »Spielart, Mutatio« die Verschiedenheiten, welche »nur auf einer natürlichen Farbenänderung beruhen«. Dahin gehören die verschiedenen Bänderkombinationen der Gartenschnecke.

Ferner bezeichnet er die in Waldern lebende Form von *Helix hispida*, bei der Tier und Schale besonders dunkel sind, als *mutatio rubiginosa*.

B. Die Mutationen der Paläontologen — Waagen (1869), Neumayr (1889), Scott (1894) — im Sinne von phyletischen Stadien, welche in geologischen Epochen aufeinander folgen.

Waagen hat bei der Untersuchung der Formenreihe des *Ammoneites subradiatus* zuerst unterschieden zwischen »raumlichen und zeitlichen Varietaten«. Für die ersten, also für die gleichzeitig nebeneinander an einer Art beobachteten Abänderungen will er den Ausdruck »Varietäten« beibehalten, während er die zeitlich aufeinander folgenden Evolutionsstadien als »Mutationen« bezeichnet. Die beiden andern eben genannten Paläontologen sind seinem Beispiele gefolgt. Nun liegt es auf der Hand, daß man an einer fossilen phyletischen Reihe bei reichlichem Material solche Variationen unterscheiden kann, welche zu neuen Arten geführt haben, und solche, welche keinen Einfluß auf die Evolution hatten. In diesem Sinne läßt sich also gegen eine Unterscheidung von Varietaten und Mutationen nichts sagen. Eine tiefere Bedeutung aber kommt ihr trotzdem nicht zu, denn niemand ist imstande, an einer rezenten Art diese Unterscheidung durchzuführen, wie schon die Vetter Sarasin (1899, S 233) mit Recht bemerkt haben. Hier kennen wir nur »individuelle Variationen«, und welche von diesen im Laufe der Zeit verschwinden und welche bei der Transmutation sich erhalten werden, läßt sich nur in den seltensten Fällen vermuten. In meiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonen« (Teil C, S. 537) habe ich gezeigt, daß bei diesen Tieren die individuellen Variationen zum großen Teil denselben Charakter haben wie die phyletischen Veränderungen, also wie die Mutationen. Welche Variationen jedoch mit den letzteren übereinstimmen und also voraussichtlich die Grundlage einer späteren Artumwandlung darstellen, läßt sich erst auf Grund sehr detaillierter vergleichend anatomischer Studien feststellen, und auch nur dann, wenn diese letzteren zur Erkenntnis bestimmter Evolutionsrichtungen geführt haben. Um dies an einem Beispiel zu erläutern, so besitzt die Mehrzahl der Chitonen zwei Paar Herzostien, einige hochdifferenzierte Arten drei oder gelegentlich sogar vier Paare. Wenn nun bei einer Spezies der ersten Kategorie zuweilen Individuen beobachtet werden,

welche auf einer Seite zwei, auf der andern drei Öffnungen zwischen Kammer und Vorkammer haben, so kann man diese Variation als eine mutative deuten. In jener Arbeit habe ich aus derartigen Beobachtungen über die Variabilität der Chitonen zwei Schlüsse gezogen: 1. »die Mutationen gehen aus individuellen Variationen hervor«; 2. »das Studium der Variabilität verwandter Arten ist ein Mittel zur Erkenntnis der gegenwärtigen phyletischen Veränderungen derselben«. Aus dem ersten Satze folgt, daß Mutationen und Variationen nicht in einem prinzipiellen Gegensatz zueinander stehen, wie die oben zitierten Forscher behaupten. Aus jeder individuellen Variation kann unter Umständen eine Mutation werden.

C. Der moderne Begriff der Mutation, wie er durch de Vries eingeführt ist. Auch dieser ist nicht einheitlich, sondern umfaßt verschiedenartige Variationen, die vom Standpunkt der Deszendenzlehre aus sehr ungleich zu bewerten sind. de Vries nennt jede plötzliche, stoßartige auftretende erbliche Abänderung eine Mutation, wobei die theoretische Auffassung zugrunde liegt, daß sie durch eine ruckweis erfolgende Umgestaltung des Keimplasmas (oder seiner Teile) hervorgerufen wird. Hierbei geht de Vries von der unrichtigen Vorstellung aus, als ob eine Variation auch allmählich in die Erscheinung treten könnte. In Wirklichkeit stellt jede Variation, mag sie erblich oder nichterblich sein, eine einheitliche, plötzliche, schrittartige Veränderung dar, wobei der Schritt klein oder so groß sein kann, daß man ihn besser als »Sprung« bezeichnet (vgl. hierzu S. 103 ff., 157, wo auch der Gegensatz zur Fluktuation erörtert ist). Treten gleichzeitig mehrere »Schritte« auf, die sich zu einer Reihe anordnen lassen, so spricht man von kontinuierlicher Variabilität, fehlen solche »Übergänge«, von diskontinuierlicher. Eine Mutation im weitesten Sinne ist also kein neuer Begriff und bedeutet weiter nichts als eine erbliche Variation. Wenn sich dieser Terminus so sehr rasch eingebürgert hat, so liegt dies nur daran, daß er einem Zeitbedürfnis entsprach.. Es fehlte an einem kurzen Ausdruck für den Begriff: erbliche Abänderung.. Versteht man unter Mutationstheorie weiter nichts als die Lehre, daß die Evolution auf erblichen Variationen beruht, so drückt sie eine Selbstverständlichkeit aus.. Die Verwirrung entsteht nun dadurch, daß der Begriff sehr oft enger

gefaßt und auf sehr verschiedenartige, erbliche Variationen beschränkt wird, nämlich

1. auf Habitusänderungen nach Art der *Oenothera*-Mutationen, also auf gleichzeitige, erbliche, aber geringfügige und korrelativ verknüpfte Umwandlung mehrerer Merkmale, welche erfolgt, ohne daß die Art in nachweislich neue Lebensbedingungen versetzt worden ist. Die Mutation entsteht mit andern Worten neben der Stammart auf demselben Wohngebiet, und sie hat nichts zu tun mit einer geographischen oder einer durch Änderung der Lebensweise hervorgerufenen biologischen Varietät. Höchstens könnte die Mutation infolge ihrer veränderten Organisation zu einer andern Lebensweise gezwungen werden. In diesem Sinne ist der Begriff neu und wertvoll. Die Bedeutung solcher Mutationen für die Abstammungslehre haben wir schon ausführlich geschildert (S. 420 ff.).

2. auf eine Sprungvariation eines Organs oder Merkmals. Ich habe früher (S. 174 ff.) zu zeigen versucht, daß derartige intensive Variationen vorkommen, aber mehr als Ausnahmehrscheinungen der Evolution anzusehen sind.

3. auf die kleinen, überall vorkommenden erblichen Variationen eines Organs oder Merkmals, welche Darwin »individuelle oder fluktuierende« nannte. Wir beobachten sie überall in verschiedener Qualität und Quantität, wenn die Individuen einer Art hinsichtlich ihrer Vererbung genau kontrolliert werden. Ganz besonders sind sie uns vom Menschen geläufig. Wir wissen, daß manche Familien besondere Eigentümlichkeiten in der Form der Nase, der Stirn, der Finger, der Haarfarbe u. dgl. haben, und daß diese Merkmale in vielen Fällen vererbt werden. Dieselbe Erscheinung ist von Haustieren, von den Hirschen und Rehen eines Reviers in den Besonderheiten des Geweihes und von vielen andern Tieren bekannt. Ich erinnere an die schönen Untersuchungen von A. Lang (1906, S. 41), nach denen alle die kleinen Unterschiede in der Farbung unserer Gartensehnecken erblich sind, z. B. die Formen der Banderung, die Farben (weißlich, grünlich, orangegelb, rot), die Intensität der Färbung, die Durchsichtigkeit, die Tupfelstreifigkeit der Bänder, ihre Breite und die Art ihrer Verschmelzung. Es lassen sich

welche auf einer Seite zwei, auf der andern drei Öffnungen zwischen Kammer und Vorkammer haben, so kann man diese Variation als eine mutative deuten. In jener Arbeit habe ich aus derartigen Beobachtungen über die Variabilität der Chitonen zwei Schlüsse gezogen: 1. »die Mutationen gehen aus individuellen Variationen hervor«; 2. »das Studium der Variabilität verwandter Arten ist ein Mittel zur Erkenntnis der gegenwärtigen phyletischen Veränderungen derselben«. Aus dem ersten Satze folgt, daß Mutationen und Variationen nicht in einem prinzipiellen Gegensatz zueinander stehen, wie die oben zitierten Forscher behaupten. Aus jeder individuellen Variation kann unter Umständen eine Mutation werden.

C. Der moderne Begriff der Mutation, wie er durch de Vries eingeführt ist. Auch dieser ist nicht einheitlich, sondern umfaßt verschiedenartige Variationen, die vom Standpunkt der Deszendenzlehre aus sehr ungleich zu bewerten sind. de Vries nennt jede plötzliche, stoßartige auftretende erbliche Abänderung eine Mutation, wobei die theoretische Auffassung zugrunde liegt, daß sie durch eine ruckweis erfolgende Umgestaltung des Keimplasmas (oder seiner Teile) hervorgerufen wird. Hierbei geht de Vries von der unrichtigen Vorstellung aus, als ob eine Variation auch allmählich in die Erscheinung treten könnte. In Wirklichkeit stellt jede Variation, mag sie erblich oder nichterblich sein, eine einheitliche, plötzliche, schrittartige Veränderung dar, wobei der Schritt klein oder so groß sein kann, daß man ihn besser als »Sprung« bezeichnet (vgl. hierzu S. 103 ff., 157, wo auch der Gegensatz zur Fluktuation erörtert ist). Treten gleichzeitig mehrere »Schritte« auf, die sich zu einer Reihe anordnen lassen, so spricht man von kontinuierlicher Variabilität, fehlen solche »Übergänge«, von diskontinuierlicher. Eine Mutation im weitesten Sinne ist also kein neuer Begriff und bedeutet weiter nichts als eine erbliche Variation. Wenn sich dieser Terminus so sehr rasch eingebürgert hat, so liegt dies nur daran, daß er einem Zeitbedürfnis entsprach.. Es fehlte an einem kurzen Ausdruck für den Begriff: erbliche Abänderung. Versteht man unter Mutationstheorie weiter nichts als die Lehre, daß die Evolution auf erblichen Variationen beruht, so drückt sie eine Selbstverständlichkeit aus. Die Verwirrung entsteht nun dadurch, daß der Begriff sehr oft enger

gefaßt und auf sehr verschiedenartige, erbliche Variationen beschränkt wird, nämlich

1. auf Habitusänderungen nach Art der *Oenothera*-Mutationen, also auf gleichzeitige, erbliche, aber geringfügige und korrelativ verknüpfte Umwandlung mehrerer Merkmale, welche erfolgt, ohne daß die Art in nachweislich neue Lebensbedingungen versetzt worden ist. Die Mutation entsteht mit andern Worten neben der Stammart auf demselben Wohngebiet, und sie hat nichts zu tun mit einer geographischen oder einer durch Änderung der Lebensweise hervorgerufenen biologischen Varietät. Hochstens konnte die Mutation infolge ihrer veränderten Organisation zu einer andern Lebensweise gezwungen werden. In diesem Sinne ist der Begriff neu und wertvoll. Die Bedeutung solcher Mutationen für die Abstammungslehre haben wir schon ausführlich geschildert (S. 420 ff.).

2. auf eine Sprungvariation eines Organs oder Merkmals. Ich habe früher (S. 174 ff.) zu zeigen versucht, daß derartige intensive Variationen vorkommen, aber mehr als Ausnahmeherscheinungen der Evolution anzusehen sind.

3. auf die kleinen, überall vorkommenden erblichen Variationen eines Organs oder Merkmals, welche Darwin »individuelle oder fluktuierende« nannte. Wir beobachten sie überall in verschiedener Qualität und Quantität, wenn die Individuen einer Art hinsichtlich ihrer Vererbung genau kontrolliert werden. Ganz besonders sind sie uns vom Menschen geläufig. Wir wissen, daß manche Familien besondere Eigentümlichkeiten in der Form der Nase, der Stirn, der Finger, der Haarfarbe u. dgl. haben, und daß diese Merkmale in vielen Fällen vererbt werden. Dieselbe Erscheinung ist von Haustieren, von den Hirschen und Rehen eines Reviers in den Besonderheiten des Geweihes und von vielen andern Tieren bekannt. Ich erinnere an die schönen Untersuchungen von A. Lang (1906, S. 41), nach denen alle die kleinen Unterschiede in der Färbung unserer Gartenschnecken erblich sind, z. B. die Formen der Banderung, die Farben (weißlich, grungelb, orangegegelb, rot), die Intensität der Färbung, die Durchsichtigkeit, die Tupfelstreifigkeit der Bander, ihre Breite und die Art ihrer Verschmelzung. Es lassen sich

von ihnen mit Leichtigkeit kontinuierliche Reihen zusammenstellen, die von einem Extrem zum andern führen. de Vries rechnet nun solche kleinen Variationen eines Merkmals ebenfalls zu den Mutationen, z. B. wenn *Capsella bursa pastoris* statt flachdreieckiger Früchte kugelige bildet und dann *C. heegeri* genannt wird, wenn die Blätter von *Lycnis vespertina* ihre Behaarung verlieren, wenn sie bei *Chelidonium majus* und vielen andern Arten geschlitzt werden, wenn die Form der Grannen oder der Spelzen bei den Getreidearten sich etwas verändert usf. Ich zitiere für Skeptiker noch einmal de Vries, welcher von den als Mutationen aufgefaßten Svalöfer Getreidearten schreibt (1906, S. 349): »Ganz geringe Schattierungen in der Farbe der Spelzen und der Körner haben sich als erblich und konstant ergeben, und so gibt es jetzt in Svalöf rötlichgelbe, gelbe, strohgelbe, gelbweiße, graulichweiße und anderseits braune, gelbbraune, graubraune, zimtbraune, kastanienbraune, schwarzbraune und rein schwarze, völlig einförmige und konstante Hafersorten, jede mit ihren besonderen Vorzügen für die Praxis.« Nennt man nun jede kleine erbliche Variation eine »Mutation«, so ist gegen die Mutationstheorie selbstverständlich nichts einzuwenden, denn sie sagt genau dasselbe wie die Darwinsche Selektionslehre. Es können nun sicherlich bei einigen Individuen gleichzeitig mehrere Merkmale abändern, diese würden dann einen Übergang zu den sub i erwähnten Habitusänderungen bilden. Ebenso sind die Sprungvariationen nicht scharf von den Fluktuationen zu trennen, da der eine Forscher als Sprung ansieht, was der andre als Schritt beurteilt, und da ferner die neue Varietät in einem Organ sprungartig und gleichzeitig in einigen andern Merkmalen unbedeutend sich verändert haben kann.

---

Sollen wir nun wegen dieser Vieldeutigkeit und wegen der eventuellen Übergänge den Terminus »Mutation« völlig verwerfen? Dazu kann ich mich nicht entschließen, denn die de Vriesschen Beobachtungen an den Oenotheren bilden einerseits eine so wichtige Erweiterung unsrer Erkenntnis, daß der mit ihnen verbundene Begriff nicht zu entbehren ist, anderseits hat sich das Wort im Sinne einer erblichen Variation so eingebürgert, daß der Versuch, es zu eliminieren, vergeblich wäre.

## VII. Einige Bemerkungen zu der de Vrieschen Gliederung des Artbegriffs.

Die »Art« ist in erster Linie ein physiologischer Begriff, welcher als Inhalt hat 1. Gleichheit der Individuen, solange die äußeren Verhältnisse sich gleich bleiben; 2. unbegrenzte Vermehrungsfähigkeit der Artgenossen untereinander. Durch dieses letztere Moment wird die Art zu einer natürlichen Einheit, die unabhängig ist von dem Bedürfnis der Menschen, sich in dem Chaos der Formen zurecht zu finden. Ich vertrete daher seit Jahren folgende Definition in meinen Vorlesungen: »Zu einer Spezies gehören alle Individuen, welche sich andauernd fruchtbar untereinander fortpflanzen und von einander erzeugt werden können und bei gleichen äußeren Bedingungen auf korrespondierenden Alters- oder Generationsstufen (wegen des Generationswechsels) annähernd dieselben Merkmale zeigen<sup>1</sup>. Hierin liegt zugleich ausgedrückt, daß eine scharfe morphologische Definition einer Art überhaupt nicht möglich ist, ein Schluß, welcher einen der wichtigsten Beweise für die Richtigkeit der Abstammungslehre bildet.

Die Art in dem hier skizzierten Sinne ist die Linnésche binäre Spezies. An dieser sollte meines Erachtens unbedingt festgehalten werden, sowohl aus den genannten physiologischen Gründen, wie auch aus praktischen, um nicht die Menge der Arten unübersehbar zu machen, indem jede kleine Variation binar benannt wird. de Vries ist anderer Ansicht. Die Linnésche »Großart« oder »Kollektivart« hat nach ihm nur Bedeutung für den praktischen Floristen. Die wissenschaftliche und natürliche Einheit des Systems aber seien die Habitusmutationen, die plötzlichen, in fast allen Organen differenzierenden, erblichen Ande-

<sup>1</sup> In meiner *Crition*-Arbeit (Plate, 1907) habe ich diese Definition noch etwas erweitert und geschrieben: »Zu einer Art gehören sämtliche Exemplare, welche der in der Diagnose festgestellten Form entsprechen, ferner sämtliche davon abweichende Exemplare, die mit jenen durch häufig auftretende Zwischenformen innig verbunden sind, ferner alle, die mit den vorgenannten nachweislich im genetischen Zusammenhang stehen oder sich fruchtbar mit ihnen paaren.« Über weitere Einzelheiten vgl. meinen Aufsatz: Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere, in »Kultur der Gegenwart«, herausgegeben von Henneberg, Bd. 4, S. 92—164.

rungen. Diese seien die wahren »elementaren Arten«. Daher schreibt er auch *Oenothera laevifolia*, *O. gigas* usw., nicht aber *O. lamarchiana laevifolia*, *O. lamarchiana gigas* usw. Ebenso wollen Johannsen, Baur und andre Vererbungsforscher die verschiedenen homozygoten Rassen innerhalb einer Art, die sog. »Biotypen«, als die eigentliche Einheit des natürlichen Systems ansehen. Diese Auffassung halte ich nicht für richtig, denn

1. kreuzen sich solche Unterarten beständig untereinander, wenn nicht, wie bei manchen Pflanzen (*Draba verna*, Erbsen, Weizen, Gerste, Hafer usw.), Selbstbefruchtung vorherrscht, was für Tiere ausgeschlossen ist.
2. wäre es sehr unpraktisch, jede Unterart als Einheit des Systems binär zu benennen. Man denke an die etwa 200 Elementararten von *Draba verna*, an die noch größere Zahl des Weizens! Nicht nur der Praktiker, sondern auch der Gelehrte hat ein dringendes Bedürfnis, die Natur nicht komplizierter darzustellen als sie ist.
3. Die Habitusmutationen der *Oenotheren* und die Biotypen dürfen nicht als gleichwertig angesehen werden, wie aus ihrem verschiedenen erblichen Verhalten hervorgeht. Jene sind eine Ausnahmehrscheinung und können daher nicht als »elementare Arten« bezeichnet werden, womit doch gesagt sein soll, daß sie völlig konstant sind und das Hauptelement der phyletischen Differenzierung darstellen; von den Biotypen aber kann man dies unbedenklich behaupten, woraus aber nicht gefolgert werden darf, daß man auf ihnen das ganze komplizierte Gebäude des Systems aufbauen muß.

Daraus folgt: Die Linnésche Kollektivart ist die natürliche systematische Basis, die elementaren Arten bilden die Basis für das Studium der Vererbungerscheinungen auf dem Wege der Züchtung.

### VIII. Zusammenfassung der Kritik der Mutationstheorie.

1. Die Mutationstheorie ist eine modifizierte, und zwar etwas eingegangte Selektionstheorie. Sie rechnet nur mit diskontinuierlichen blastogenen Variationen, während Darwin im Sinne von Lamarck

die Möglichkeit einer Vererbung somatogener Abänderungen zugab. Einen Fortschritt über Darwin hinaus hat die Mutationstheorie nicht gebracht, denn auch bei Darwin sind die Fluktuationen (= erbliche Variationen) »short steps«, also diskontinuierlich gedacht.

2. Dasjenige Moment, welches de Vries beständig gegen Darwin hervorkehrt, daß Selektion von fluktuerenden individuellen Variationen nicht zu erblicher Konstanz führt, beruht auf einem Mißverständnis und auf einer Begriffsverwechslung von de Vries. Er braucht das Wort »fluktuerende Variation« in einem ganz andern Sinne als Darwin. Letzterer versteht darunter kleine erbliche Abänderungen, während die Fluktuationen von de Vries die nichterblichen Abweichungen sind, mit denen sich Darwin überhaupt nicht befaßt hat und die selbstverständlich durch Selektion nicht gefestigt werden können.

3. Um den Wirrwarr der Begriffe, welcher durch de Vries entstanden ist, zu beseitigen, möge man jede um einen Punkt schwankende Variationsreihe als Fluktuation bezeichnen (*fluctuare* = hin und herschwanzen). Die nichterblichen Abänderungen sind als »Somationen« zu bezeichnen. Der Terminus »Mutation« wird in sehr verschiedenem Sinne gebraucht. Um Mißverständnisse zu vermeiden, empfiehlt es sich, jede erbliche Abänderung als Mutation zu bezeichnen und weiter zu unterscheiden Sprungmutationen, Schrittmutationen (= Fluktuationen Darwins) und Habitusmutationen.

4. Die Mutationen der *Oenothera lamarckiana* sind Habitusänderungen, die in vielen Organen, aber meist nur in unbedeutendem Grade, von der Stammform abweichen. Sie sind bei Selbstbefruchtung in hohem Maße konstant, vermögen aber meist selbst zu mutieren und denselben Formenkreis aus sich zu erzeugen. In jeder Mutation scheinen also, wie auch in der *O. lamarckiana*, die Anlagen aller übrigen Mutanten latent zu schlummern. Es ist oben die Hypothese entwickelt worden, daß jede Mutante beruht auf einem Komplex von Erbinheiten, die aneinander gebunden sind und sich zusammen wie ein selbständiger Faktor verhalten. In der *O. lamarckiana* sind mehrere solche Komplexe latent enthalten und die Bildung einer Mutante erfolgt durch Valenzwechsel, indem der betreffende Komplex aus irgend einem Grunde aktiv wird. Bei dieser Auffassung stellen sich die Mutationskreuzungen

dar als eine besondere Form der alternativen Vererbung, wobei an ihnen gleichzeitig auch echte Mendelsche Spaltungen vorkommen.

5. Bei den zurzeit vorliegenden Angaben ist es nicht möglich, die *Oenothera*-Mutanten rein auf Mendelsche Faktorenkombination zurückzuführen.

6. Habitusmutationen sind nicht nur bei *O. lam.*, sondern auch bei andern, wildwachsenden Arten der *biennis*-Gruppe beobachtet worden. Als Ursache dieser Erscheinung kann angenommen werden, daß alle diese Arten nach ihrer Entstehung aus einer gemeinsamen Stammform sich vielfach gekreuzt haben und nun eine Anzahl verschiedener Faktorenkomplexe in ihrem Keimplasma beherbergen, welche gelegentlich abgestoßen werden. Dafür spricht, daß Tower Mutationen bei polyhybriden Leptinotarsen beobachtet hat. Da *lam.* als Wildform nicht bekannt ist, entstand sie vielleicht als Mutation eines Bastards von *biennis* × *grandiflora*, denn an solchen Bastarden sind einzelne *lam.*-Eigenschaften beobachtet worden. Die Habitusmutationen erinnern durch den Valenzwechsel an die systematische Polymorphie und an die beständig umschlagenden Varietäten.

7. Die deszendenztheoretische Bedeutung solcher Habitusmutationen ist von de Vries sehr überschätzt worden. Sie können im besten Falle die Zahl nahverwandter Formen auf demselben Wohngebiet ohne den Zwang biologischer Isolation vermehren und unbedeutende Seitenzweige des Stammbaums schaffen. Die Habitusmutationen können nicht als das Hauptmaterial der Evolution gelten, weil sie erstens viel zu selten sind und zweitens nicht eine Ableitung der Anpassungen gestatten, denn die Eigenschaften jeder Habitusmutation sind korrelativ verbunden, und es fehlt ihnen daher die Unabhängigkeit und Selbständigkeit der phyletischen Differenzierung.

8. Die Habitusmutationen der Oenotheren dürfen nicht als »elementare Arten« bezeichnet werden, da sie eine Anzahl erblicher Rassen umschließen.

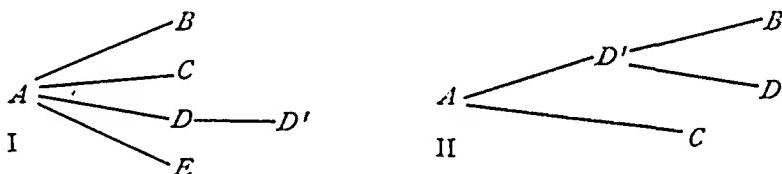
9. Die drei Kategorien der erblichen Variationen: die Sprungmutationen, die Habitusmutationen und die Schrittmutationen lassen sich nicht scharf gegeneinander abgrenzen, weder begrifflich noch in praxi.

10. Die Mutationstheorie von de Vries ist in der Hauptsache gescheitert, denn sie vertritt folgende irrite Vorstellungen:

- a) daß plötzliche Habitusänderungen nach Art der Mutanten der *O. lam.* die Bausteine des phyletischen Fortschritts, die Elemente der Artbildung seien, während es klar ist, daß als solche nur die überall häufigen, erblichen Variationen einzelner, nicht korrelativ verbundener Merkmale angesehen werden können.
- b) daß ein prinzipieller Gegensatz zwischen der Selektion von Mutationen und derjenigen von Darwinschen Fluktuationen bestehe, indem dem englischen Meister untergeschoben wird, er habe die Evolution durch eine Selektion nichterblicher Variationen begründet, was ein offensichtlicher Unsinn gewesen wäre. Durch dieses unbegreifliche Mißverständnis hat de Vries Wasser auf die Muhlen der ganzen und halben (Reincke, Wasmann usw.) Gegner der Abstammungslehre geleitet, welche nicht müde wurden, den Sturz des Darwinismus zu verkünden.
- c) daß eine Selektion nichterblicher Variationen eine vorübergehende Verschiebung in der Selektionsrichtung bewirkt, die beim Nachlassen der Zuchtwahl ungefähr ebenso schnell wieder verloren geht. Wir wissen jetzt, daß bei Selektion von Somationen überhaupt keine Steigerung eintritt, sondern der Rückschlag zum Typus sofort erfolgt.

11. Die Mutationstheorie hat einen vorübergehenden Scheinerfolg dadurch erzielt, daß sie für bekannte Tatsachen und Begriffe neue Worte schuf und dadurch die Vorstellung erweckte, es sei eine neue Erkenntnis gewonnen. So nannte de Vries eine erbliche Variation eine »Mutation« oder eine »elementare Art«, das Auftreten einer neuen Erbinheit »progressive Artbildung«, ihr Latentwerden »retrogressive Artbildung«; die Selbstverständlichkeit, daß jede Variation sich morphologisch oder physiologisch umgrenzen läßt, wird als »stoßweise, diskontinuierliche« Evolution bezeichnet usw. Es liegt auf der Hand, daß für die Abstammungslehre ein wirklicher Fortschritt über Darwin hinaus auf diesem Wege nicht erzielt worden ist. Umso mehr ist anzuerkennen, daß de Vries auf dem Gebiete der Vererbung eine große Menge neuer Tatsachen festgestellt hat, deren theoretische Verwertung zum Teil noch Aufgabe der Forschung ist.

Aus den de Vriesschen *Oenothera*-Versuchen läßt sich ein für die Abstammungslehre wichtiger Schluß ziehen, den aber der holländische Botaniker direkt abgelehnt hat, daß nämlich Polyhybridismus eine Quelle neuer Arten ist. Daraus ergibt sich weiter ein Gesichtspunkt, der meines Wissens noch nicht berücksichtigt worden ist, daß nämlich Zwischenformen später entstanden sein können als die Arten, zwischen denen sie stehen. Gesetzt von einer Art *A* haben sich eine Anzahl Varietäten *B*, *C*, *D*... abgezweigt, welche später zu echten Arten werden, indem sie sich sexuell und biologisch immer mehr isolieren. Bei Beginn der Abspaltung findet gelegentlich Bastardierung zwischen allen diesen Formen statt, so daß Erbeinheiten von *B* in *D* gelangen und hier latent festgehalten werden, bis später einmal von *D* die Mutante *D'* abgeworfen wird, welche in manchen Merkmalen auffallend mit *B* übereinstimmt (I).



Die sog. »analogen Variationen« (s. S. 514) bei verwandten Arten und Familien würden auf diese Weise eine Erklärung finden. Nach der früheren Auffassung würde man *D'*, weil es Merkmale von *D* und *B* vereinigt, für älter als diese beiden angesehen und den Stammbaum so konstruiert haben, wie Schema II zeigt.

---

#### IV. Kapitel.

### Die Voraussetzungen der natürlichen Zuchtwahl: Erblichkeit, Variabilität und Isolationsmittel.

Damit die natürliche Zuchtwahl auf die Individuen einer Art einwirken kann, müssen verschiedene Bedingungen erfüllt sein, die im folgenden kurz besprochen werden sollen, soweit sie nicht schon früher behandelt wurden.

Es muß ein Geburtenüberschuß vorhanden sein, d. h. jedes Elternpaar muß mehr als zwei Nachkommen erzeugen, damit eine Überproduktion an Individuen stattfindet und somit reichliches Material zur Auslese vorliegt. Dieser Überschuß ist zweifellos in der Natur fast immer vorhanden, selbst bei Arten mit sehr niedriger Vermehrungsziffer, ist aber häufig beschränkt auf bestimmte Lebensperioden. Diese Tatsache ist so allbekannt und schon so oft an Beispielen geschildert worden, daß ich nicht näher darauf eingehen. Eine Ausnahme macht nur der Konstitutionalkampf, welcher unabhängig ist vom Geburtenüberschuß (s. S. 238).

Es muß Variabilität vorhanden sein, damit durch den Kampf ums Dasein die besser organisierten Individuen von den schlechteren gesondert werden können.

Die Eigenschaften der siegreichen Individuen müssen auf die Nachkommen übergehen können, d. h. sie müssen entweder von vornherein erblich sein oder sie müssen allmählich erblich werden können. Ich behandle hier nur das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften und verweise im übrigen auf meine »Vererbungslehre«.

Es muß Isolationsmittel geben, durch welche eine zunächst nur in wenigen Individuen auftretende Variation zu einer Varietät oder Rasse heranwachsen kann.

## I. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich schon wiederholt (s. S. 6, 10, 144, 211 ff.) angedeutet, wie außerordentlich wichtig die Frage ist, ob die Veränderungen, welche ein Organismus während seines Lebens durch die auf ihn einwirkenden Reize erleidet, unter Umständen auf die Nachkommenschaft übergehen können, oder ob eine solche Annahme auf Grund experimenteller Erfahrungen und theoretischer Erwägungen abzulehnen ist. Kaum eine andre Streitsfrage der Biologie wird gegenwärtig so lebhaft diskutiert wie diese, und sie scheidet zusammen mit der Frage nach der Bedeutung der Selektion für die Bildung neuer Arten die Biologen in drei Heerlager, deren wichtigste Vertreter hier genannt sein mögen:

- x. in die strengen Lamarckianer, welche jene Vererbung zu geben, die Selektion hingegen ablehnen. Hierhin gehören namentlich viele Paläontologen (Cope, Hyatt, Osborn, Jäkel),

- ferner Eimer, Kassowitz, Wolff, Pauly, Francé, Haacke, O. Hertwig, Spencer, Tornier, Fischer, Cunningham u. a.;
2. in die strengen Selektionisten oder Neodarwinisten, welche nur mit der Selektion blastogener Merkmale rechnen. Hierhin sind zu zählen: Galton, Wallace, Weismann, Strasburger, Kölliker, de Vries, Ziegler, Goette, Spengel, Guenther, Dettlo, Emery, Th. Morgan, Delage, Jensen, Jennings, Poulton, Johannsen, Schallmayer u. a.;
  3. in die Darwinisten alten Stils, welche, ebenso wie Darwin selbst, beide Prinzipien anerkennen. Hierhin sind folgende Biologen zu rechnen: Haeckel, Semon, v. Wettstein, Hartscheck, Roux, Romanes, Lang, Lotsy u. a. Es ist eine der Hauptaufgaben dieses Buches, diese Auffassung unsres großen englischen Meisters als die auch gegenwärtig noch zu Recht bestehende nachzuweisen, um damit jeder einseitigen Beurteilung der Lebewesen vorzubeugen.

### I. Begriff der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft.

Als »Vererbung« wird die regelmäßige und von der Außenwelt im hohen Maße unabhängige Wiederholung von Eigenschaften in den aufeinander folgenden Generationen durch die in den Keimzellen selbst schlummernden Kräfte bezeichnet. Eine ererbte Eigenschaft ist also in der Konstitution der Keimzelle begründet, und zwar in derjenigen des »Keimplasmas«, von welcher Substanz auf Grund der zytologischen Tatsachen angenommen werden darf, daß sie ganz oder größtenteils in den Kernen sich befindet. Kehren die Eigenschaften wieder, weil sie in jeder Generation durch dieselben äußeren Reize hervorgerufen werden (z. B. bei Pflanzen besondere Größe infolge starker Düngung, oder bei Schmetterlingen eine bestimmte Färbung infolge bestimmter Temperatureinflüsse), so sprechen wir nicht von Erblichkeit, sondern von nichterblicher Variabilität. Das Charakteristische der Vererbung liegt also weniger in dem periodischen Auftreten, als vielmehr in den inneren Ursachen dieser regelmäßigen Wiederkehr. Ganz allgemein kann man sagen, daß Variabilität durch das Schwanken der äußeren Faktoren, Erblichkeit durch die Konstanz der inneren Faktoren ver-

ursacht wird. Eine ganz scharfe Grenze zu ziehen zwischen beiden Gebieten, ist kaum möglich, da ja alle inneren Entwicklungsfaktoren von gewissen äußeren Bedingungen (Sauerstoff, Feuchtigkeits- und Temperaturgrad der Umgebung u. a.) abhängen. Eine ausführliche Besprechung dieser Begriffe findet der Leser in Vbgl. § 3.

Der Begriff der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft setzt voraus, daß diese Eigenschaft neu aufgetreten ist während der Ontogenie oder während des postembryonalen Lebens, und daß sie nicht »ererbt« ist. Wenn eine Schwiele dadurch zum ersten Male hervorgerufen wird, daß die betreffende Hautstelle wiederholt gedrückt wurde, oder wenn ein Muskel eine ungewöhnliche Größe infolge intensiver Übung erlangt, so handelt es sich um eine »erworbene« Eigenschaft. Tritt diese Schwiele hingegen schon beim neugeborenen Tier ohne jeden äußeren Reiz auf, wie etwa am Knie der Kamele, so muß sie ererbt sein. Im letzteren Falle muß sie bedingt worden sein durch das »Keimplasma«, d. h. durch die für jede Tierart charakteristische Substanz der Keimzellen, wobei es zunächst gleichgültig ist, ob man sich diese Bedingtheit ganz allgemein denken will als veranlaßt durch die chemische Konstitution des Keimplasmas oder ob man sie spezieller zu begründen sucht durch die Annahme spezifischer »Anlagen« (Erbeinheiten, Faktoren, Determinanten von Weismann, Pangene von Darwin und de Vries, Gene von Johannsen), welche mosaikartig das Keimplasma zusammensetzen und auf Grund ihrer chemisch-physikalischen Kräfte die Merkmale hervorrufen. Die Keimzellen bilden nach dieser Auffassung einen Gegeusatz zum übrigen Körper, dem Soma. Die vom Keimplasma ausgelösten Eigenschaften gelten als »ererbt«, oder als »blastogen« (Weismann), die am Körper unabhängig vom Keimplasma auftretenden Eigenschaften gelten als »erworben« oder »somatogen« (Weismann). Eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft kann also nur bedeuten, daß eine neu aufgetretene Eigenschaft in der ersten Generation nachweislich somatogen, in den späteren hingegen blastogen ist. Es muß mit andern Worten der »Originalreiz«, welcher die neue Eigenschaft am Soma hervorrief, auf irgend eine Weise auch die Keimzellen derartig verändert haben, daß sie dieselbe Eigenschaft bei ihrer ontogenetischen Entwicklung ohne jenen Reiz wieder

hervorriefen; es muß eine »gleichsinnige« oder »adäquate« Veränderung im Soma und im Keimplasma eingetreten sein. Der Begriff der Vererbung erworbener Eigenschaften involviert aber keine bestimmte theoretische Vorstellung über den Modus dieser gleichsinnigen Veränderung: ob die Keimzellen direkt von dem Reiz getroffen werden (direkte Induktion), oder ob er durch irgend eine organische Leitung zu ihnen gelangte (indirekte Induktion); er darf auch nicht beschränkt werden auf solche Veränderungen, die durch eine bestimmte Qualität von Reizen (etwa Gebrauchsreize) hervorgerufen werden. Es ist gleichgültig, ob die somatische Veränderung durch Gebrauch, Nichtgebrauch, Temperatur, Nahrung oder sonstwie bewirkt wurde, wenn nur gezeigt werden kann, daß sie an den späteren Generationen in demselben oder in abgeschwächtem Grade als blastogenes Merkmal aufgetreten ist.

Dabei ist aber noch eine Einschränkung zu machen: es genügt nicht, wenn das neue Merkmal nur in  $F_1$  beobachtet ist, sondern es muß mindestens noch in  $F_2$  nachgewiesen sein. Die  $F_1$  hat ja als Keimzelle unter dem Einfluß des Originalreizes gestanden und dabei liegt die Möglichkeit vor, daß nicht ihr Keimplasma, sondern nur ihr Zytoplasma sich veränderte und daher in  $F_1$  das neue Merkmal wieder hervorrief. Die serologischen Untersuchungen haben gezeigt, daß dieselbe spezifische Reaktion eintritt, wenn Kaninchen mit den verschiedensten Körpersäften und Sekreten irgendeiner Tierart behandelt werden. Es ist gleichgültig, ob ich dem Kaninchen Blut oder Sperma oder Harn oder Milch einer andern Art  $X$  subkutan injiziere; in jedem Falle erhalte ich ein auf  $X$  reagierendes Serum. Werden Kaninchen mit Kuhmilch vorbehandelt, so läßt sich ein Serum gewinnen, welches auf die verschiedensten Gewebe des Rindes einwirkt, welches die Milch präzipitiert, die Erythrozyten löst und die Flimmerbewegung der Trachealepithelien hemmt. Diese Gleichheit in der Reaktion läßt vermuten, daß allen Zellen und Körperflüssigkeiten einer Tierart derselbe spezifische Atomkomplex zukommt. So ist es denkbar — und manche Beobachtungen (vgl. S. 148, Olm) sprechen dafür, daß solche Vorgänge tatsächlich weit verbreitet sind —, daß ein Reiz in dem Soma und in dem Zytoplasma der Keimzellen oder der embryonalen Gewebe dieselbe »zytoplasmatische Umstimmung«, wie wir sagen wollen, hervor-

tuft, ohne daß das offenbar viel stabilere Keimplasma beeinflußt wird. Die Folge wird sein, daß die Reizwirkung in  $F_1$  wiederkehrt, wenngleich vielleicht nur abgeschwacht, daß sie aber in  $F_2$  vollständig ausbleibt, wenn nämlich die  $F_1$  zur Zeit der in ihnen reisenden Keimzellen dem Originalreiz nicht ausgesetzt wurde. Die Versuche von Tower, und das Verhalten vieler anderer Mutationen lehren, daß blastogene Veränderungen durch viele Generationen bestehen bleiben trotz fehlenden Originalreizes. Um also sicher zu sein, daß nicht eine Scheinvererbung durch plasmatische Umstimmung vorliegt, muß mindestens die  $F_2$  Generation vorliegen. Es ist sehr gut möglich, daß die Versuche von Kammerer an Eidechsen, von Przibram an Ratten und von Sumner an Mausen, welche weiter unten geschildert werden sollen, in dieser Weise ihre Erklärung finden werden.

Auf Grund der hier gegebenen Begriffsbestimmung halte ich die Ansichten von Weismann, Semon und O. Hertwig nicht für richtig, welche das Problem der Vererbung ererbener Eigenschaften in anderer Weise definieren.

a) Weismann verlangt zum Beweise der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft den Nachweis, daß der Originalreiz durch somatische Induktion bis zu den Keimzellen vorgedrungen ist und diese gleichsinnig verändert hat. Eine solche Vererbung soll aber nicht vorliegen, wenn der Reiz (Licht, Temperatur usw.) gleichzeitig das Soma und die Keimzellen beeinflußt hat. Letzterer Vorgang wurde von Detto (1904, S. 199, 202) als parallele Induktion, von mir als simultane Reizleitung bezeichnet. Weismann leugnet die Möglichkeit einer somatischen Induktion, weil sie sich mit seiner Vererbungstheorie nicht verträgt, denn das Wesen der Vererbung soll darin bestehen, »daß von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und daß dieser Rest des Keimplasmas dazu dient, die Grundlage der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden. Daraus folgt nun die Nichtvererbbarkeit ererbener Charaktere«. Das Keimplasma soll also derartig isoliert sich in der Gonade befinden, daß eine gleichsinnige Beeinflussung durch somatische Erregungen ausgeschlossen ist. Ich werde im nächsten Abschnitt zeigen, daß man sich

hervorriefen; es muß eine »gleichsinnige« oder »adäquate« Veränderung im Soma und im Keimplasma eingetreten sein. Der Begriff der Vererbung erworbener Eigenschaften involviert aber keine bestimmte theoretische Vorstellung über den Modus dieser gleichsinnigen Veränderung: ob die Keimzellen direkt von dem Reiz getroffen werden (direkte Induktion), oder ob er durch irgend eine organische Leitung zu ihnen gelangte (indirekte Induktion); er darf auch nicht beschränkt werden auf solche Veränderungen, die durch eine bestimmte Qualität von Reizen (etwa Gebrauchsreize) hervorgerufen werden. Es ist gleichgültig, ob die somatische Veränderung durch Gebrauch, Nichtgebrauch, Temperatur, Nahrung oder sonstwie bewirkt wurde, wenn nur gezeigt werden kann, daß sie an den späteren Generationen in demselben oder in abgeschwächtem Grade als blastogenes Merkmal aufgetreten ist.

Dabei ist aber noch eine Einschränkung zu machen: es genügt nicht, wenn das neue Merkmal nur in  $F_1$  beobachtet ist, sondern es muß mindestens noch in  $F_2$  nachgewiesen sein. Die  $F_1$  hat ja als Keimzelle unter dem Einfluß des Originalreizes gestanden und dabei liegt die Möglichkeit vor, daß nicht ihr Keimplasma, sondern nur ihr Zytoplasma sich veränderte und daher in  $F_1$  das neue Merkmal wieder hervorrief. Die serologischen Untersuchungen haben gezeigt, daß dieselbe spezifische Reaktion eintritt, wenn Kaninchen mit den verschiedensten Körpersäften und Sekreten irgendeiner Tierart behandelt werden. Es ist gleichgültig, ob ich dem Kaninchen Blut oder Sperma oder Harn oder Milch einer andern Art  $X$  subkutan injiziere; in jedem Falle erhalte ich ein auf  $X$  reagierendes Serum. Werden Kaninchen mit Kuhmilch vorbehandelt, so läßt sich ein Serum gewinnen, welches auf die verschiedensten Gewebe des Rindes einwirkt, welches die Milch präzipitiert, die Erythrozyten löst und die Flimmerbewegung der Trachealepithelien hemmt. Diese Gleichheit in der Reaktion läßt vermuten, daß allen Zellen und Körperflüssigkeiten einer Tierart derselbe spezifische Atomkomplex zukommt. So ist es denkbar — und manche Beobachtungen (vgl. S. 148, Olm) sprechen dafür, daß solche Vorgänge tatsächlich weit verbreitet sind —, daß ein Reiz in dem Soma und in dem Zytoplasma der Keimzellen oder der embryonalen Gewebe dieselbe »zytoplasmatische Umstimmung«, wie wir sagen wollen, hervor-

ruft, ohne daß das offenbar viel stabilere Keimplasma beeinflußt wird. Die Folge wird sein, daß die Reizwirkung in  $F_1$  wiederkehrt, wenngleich vielleicht nur abgeschwächt, daß sie aber in  $F_2$  vollständig ausbleibt, wenn nämlich die  $F_1$  zur Zeit der in ihnen reifenden Keimzellen dem Originalreiz nicht ausgesetzt wurde. Die Versuche von Tower, und das Verhalten vieler anderer Mutationen lehren, daß blastogene Veränderungen durch viele Generationen bestehen bleiben trotz fehlenden Originalreizes. Um also sicher zu sein, daß nicht eine Scheinvererbung durch plasmatische Umstimmung vorliegt, muß mindestens die  $F_2$  Generation vorliegen. Es ist sehr gut möglich, daß die Versuche von Kammerer an Eidechsen, von Przibram an Ratten und von Sumner an Mausen, welche weiter unten geschildert werden sollen, in dieser Weise ihre Erklärung finden werden.

Auf Grund der hier gegebenen Begriffsbestimmung halte ich die Ansichten von Weismann, Semon und O. Hertwig nicht für richtig, welche das Problem der Vererbung ererbter Eigenschaften in anderer Weise definieren.

a) Weismann verlangt zum Beweise der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft den Nachweis, daß der Originalreiz durch somatische Induktion bis zu den Keimzellen vorgedrungen ist und diese gleichsinnig verändert hat. Eine solche Vererbung soll aber nicht vorliegen, wenn der Reiz (Licht, Temperatur usw.) gleichzeitig das Soma und die Keimzellen beeinflußt hat. Letzterer Vorgang wurde von Detto (1904, S. 199, 202) als parallele Induktion, von mir als simultane Reizleitung bezeichnet. Weismann leugnet die Möglichkeit einer somatischen Induktion, weil sie sich mit seiner Vererbungstheorie nicht verträgt, denn das Wesen der Vererbung soll darin bestehen, »daß von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und daß dieser Rest des Keimplasmas dazu dient, die Grundlage der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden. Daraus folgt nun die Nichtvererbbarkeit ererbener Charaktere«. Das Keimplasma soll also derartig isoliert sich in der Gonade befinden, daß eine gleichsinnige Beeinflussung durch somatische Erregungen ausgeschlossen ist. Ich werde im nächsten Abschnitt zeigen, daß man sich

eine solche adäquate Veränderung im Soma und in den Keimzellen auf Grund der Determinantentheorie sehr wohl vorstellen kann. Mein Haupteinwand gegen Weismann ist jedoch die Unmöglichkeit, in einem konkreten Falle zu erkennen, ob die Veränderung der Keimzellen durch somatische oder durch parallele Induktion bewirkt ist. Wenn Kälte auf die Flügelanlagen in der Puppe eines Schmetterlings einwirkt, so dringt sie sicherlich auch bis zu den Keimzellen vor; aber es ist gar nicht erwiesen, daß hierdurch die Flügeldeterminanten des Keimplasmas adäquat verändert werden, denn man kann die Eier starker Kälte aussetzen, ohne daß sich die Flügelfarbe des Schmetterlings verändert. Es ist also sehr gut möglich, daß in diesem Falle eine somatische Induktion stattfand, indem von den durch Kälte gereizten Flügelanlagen eine spezifische Erregung ausging, welche auf das Keimplasma einwirkte. Wenn anderseits ein Muskel durch Übung vergrößert wird, so ist es denkbar, daß derselbe nervöse Reiz, welcher den Muskel zu den energetischen Kontraktionen zwingt, auch bis zu den Muskeldeterminanten des Keimplasmas vordringt. Dann läge eine parallele Induktion vor, und nicht wie bei derartigen Reizwirkungen gewöhnlich angenommen wird, eine somatische. Semon hat mit Recht darauf hingewiesen, daß die Towerschen Versuche (s. weiter unten) in der Regel falsch interpretiert werden; wenn bei dem ausgeschlüpften Käfer die Flügel sich nicht mehr verändern können, so ist das kein Beweis, daß sie einen Temperaturreiz nicht mehr empfinden und daß deshalb von ihnen keine somatische Induktion ausgehen kann. Aus der Unmöglichkeit, in jedem speziellen Falle zu erkennen, ob die Reizung der Keimzellen durch somatische oder durch parallele Induktion zustande gekommen ist, folgt mit Notwendigkeit, daß man das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften nicht, wie Weismann will, so definieren darf, daß es nur die somatische Induktion umfaßt.

b) Von Semon weiche ich nur darin ab, daß ich von einem einwandfreien Versuch verlange, daß das neue Merkmal auch in  $F_2$  wieder aufgetreten ist, weil eine Wiederkehr in  $F_1$  darauf beruht haben kann, daß in der Keimzelle eine gleichsinnige plasmatische Umstimmung stattgefunden hat. Liegt bei lebendig gebärenden Tieren die Möglichkeit vor, daß der Reiz den Embryo direkt oder indirekt getroffen hat, so ist

ein solcher Versuch für das Problem wertlos, weil er dann an dem Embryo das betreffende Merkmal als Somatik hervorgerufen haben kann. Semon ist ein so begeisterter Lamarckist, daß er nicht mit der nötigen Kritik an die einzelnen Fälle herangeht. Zu einer wirklichen Lösung der Frage werden wir aber nur durch größte kritische Schärfe gelangen.

c) Für irrig halte ich die Auffassung von O. Hertwig (1912, S. 697), welcher in jeder dauernden Veränderung des Keimplasmas eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft sieht. Das Vorkommen solcher Mutationen wird weder von Weismann noch von sonst irgendeinem Forscher geleugnet, berührt aber gar nicht unser Problem, ob eine Eigenschaft, die bei den Eltern als Somatik auftrat, in einer späteren Generation als Mutation wieder erscheinen kann. Ebenso liegt nicht der »einfachste Fall« (S. 689) einer Vererbung einer erworbenen Eigenschaft vor, wenn Froscheier mit Radium bestrahlt werden und dann alle möglichen pathologischen Bildungen erzeugen. Hierbei handelt es sich überhaupt nicht um Vererbung, denn diese setzt mindestens zwei Generationen voraus.

Das Problem der Vererbung ererbter Eigenschaften beginnt schon bei den Protisten, denn das Zellplasma repräsentiert hier das Soma, der Kern das Keimplasma. In einem gegebenen Falle aber läßt sich nie entscheiden, ob eine neue Eigenschaft als Somatik oder als Mutation aufgetreten ist, so daß die Protisten meines Erachtens für eine Klärung der Streitfrage nicht geeignet sind, wie ich im Gegensatz zu Jennings (1908) betonen möchte. Dieser ausgezeichnete Forscher beobachtete einmal ein *Paramaecium* mit einem eigentümlichen Fortsatz (Fig. 89), welcher durch 22 Generationen immer auf das eine Tochtertier vererbt wurde. Vermutlich hätte er sich noch weiter vererbt, wenn nicht das betreffende Tier plötzlich gestorben wäre. Jennings schließt hieraus, daß es sich um eine blastogene Eigenschaft handelte. Ich würde aber annehmen, daß hier eine lokale Veränderung des Zellplasmas eingetreten ist, also eine Somatik, welche aber nicht im eigentlichen Sinne als erblich bezeichnet werden kann, da sie nicht auf beide Tochtertiere überging. Sehen wir doch, daß bei der Teilung einer *Styloynchia* (Fig. 90) die alten Borsten degenerieren und bei den Tochtertieren (*nc'*, *nc''*) neu angelegt werden, da durch eine einfache Durchschnürung die eigenartige

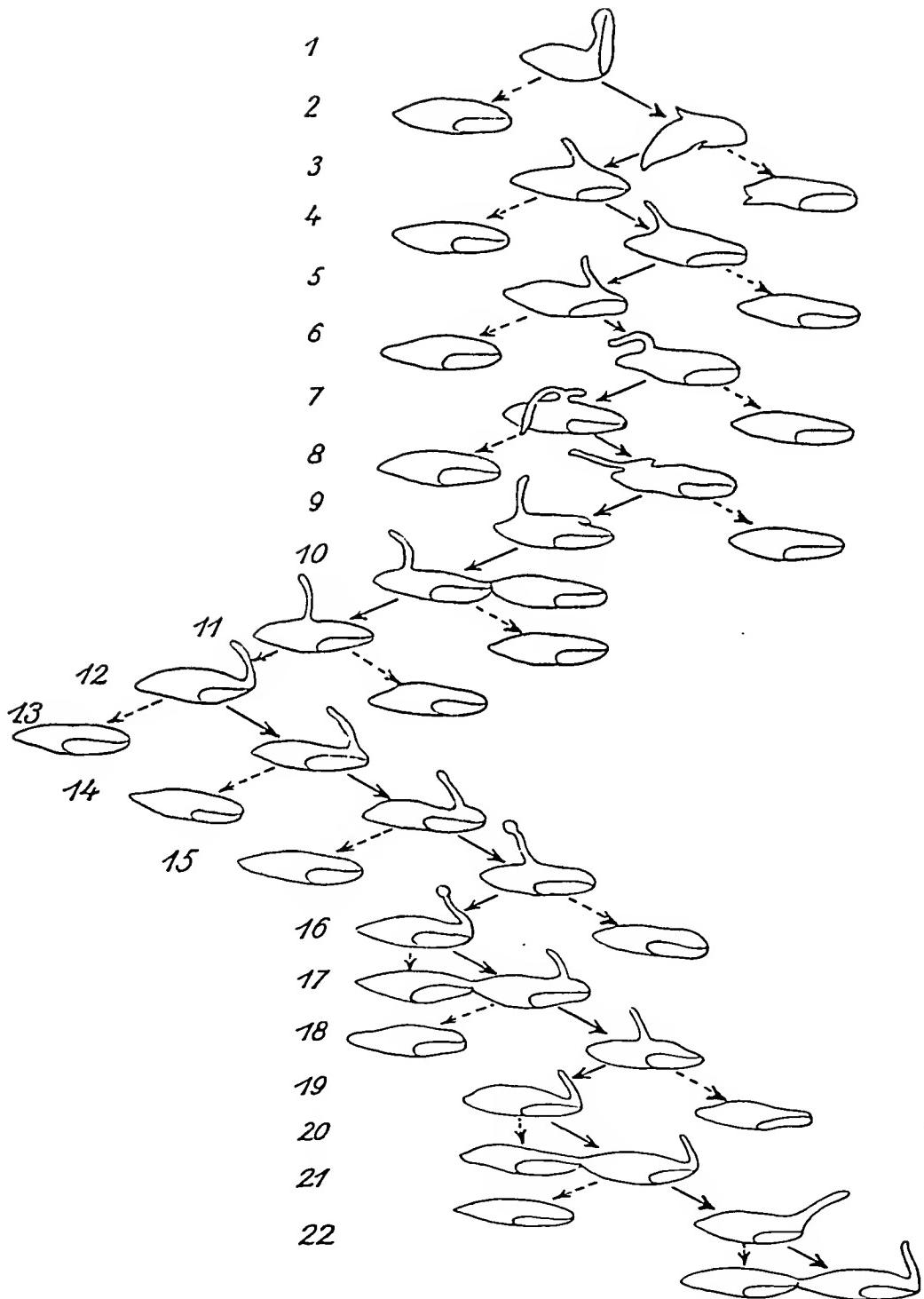


Fig. 89. Scheinvererbung bei einer *Paramecium*-Rasse. Der eigentümliche Körperfortsatz ging durch 22 Generationen hindurch auf das eine Tochtertier über und gehörte meist der vorderen Körperhälfte an. Die Zahlen links geben die Generation an. Nur die Teilung der Tiere mit dem Fortsatz wurde dargestellt. Nach Jennings 1908, Fig. 4.

Anordnung dieser Elemente nicht auf beide Tiere übergehen würde. Bei jenem *Paramaecium* liegt also meines Erachtens ein Beispiel von Scheinvererbung vor, wie solche in den verschiedensten Formen bei Metazoen vorkommen (s. Vbgl. § 14). Ganz sicher aber ist diese Deutung nicht. Der eigentümliche Fortsatz kann schon in der ersten Generation auf Grund einer lokalen Anomalie im Kern aufgetreten sein, welche aber bei der direkten Kernteilung nur auf den einen Kern überging. In andern Fällen (Fig. 91) erhält sich ein solcher asymmetrischer Körperfortsatz eines *Paramaecium*s nur vorübergehend, indem er von Generation zu Generation kleiner wird. Es scheint dann nur eine Somatogenie vorzuliegen, welche durch das natürliche Regulationsvermögen der Zelle allmählich entfernt wird; möglicherweise aber ist der Fortsatz blastogen begründet und wird durch ein Regulationsvermögen des Keimplasmas wieder beseitigt. Bei den Protisten läßt sich also nie einwandfrei erkennen, ob ein neues Merkmalsomatogenen oder blastogenen Ursprungs ist, und deshalb scheiden diese Organismen für die Inangriffnahme des ganzen Problems aus. Jedenfalls ist es ein Irrtum, wenn manche Forscher (O. Hertwig 1912, S. 687, Semon 1912, S. 68) alle möglichen Änderungen an Bakterien, Hefepilzen, Flagellaten u. dgl., welche experimentell hervorgerufen werden können und dann auch unter normalen Lebensbedingungen wiederkehren, als Beweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaften ansehen, z. B., wenn *Saccharomyces* durch

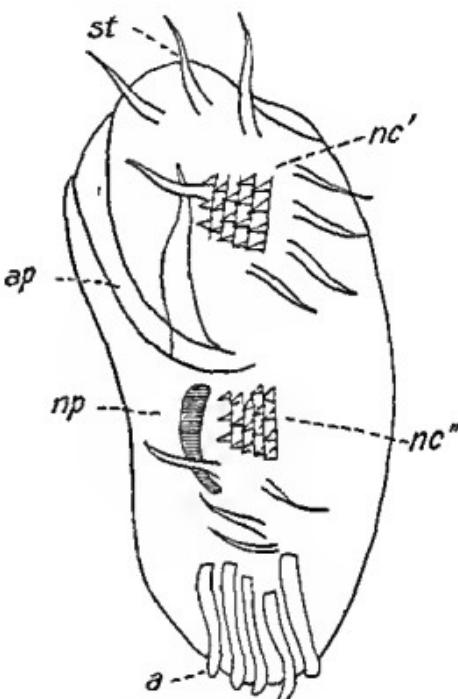


Fig. 90. *Stylonychia*-Infusor vor der Teilung.  
st Stunzzirren, a Afterzirren, nc', nc'' Anlage  
der Zirren der Tochtertiere ap altes, np neues  
Peristom Nach Wallengren aus Häcker  
1912.

Verwendung höherer Temperaturen die Fähigkeit zur Sporenbildung verliert, oder wenn Trypanosomen immun gemacht werden können gegen Fuchsin oder Arsenverbindungen. In einem solchen Falle kann der experimentelle Eingriff direkt das Keimplasma verändert haben, oder es lag ein Gemisch von Rassen vor, und es sind durch Selektion alle diejenigen Biotypen ausgemerzt worden, welche den Reiz nicht vertragen

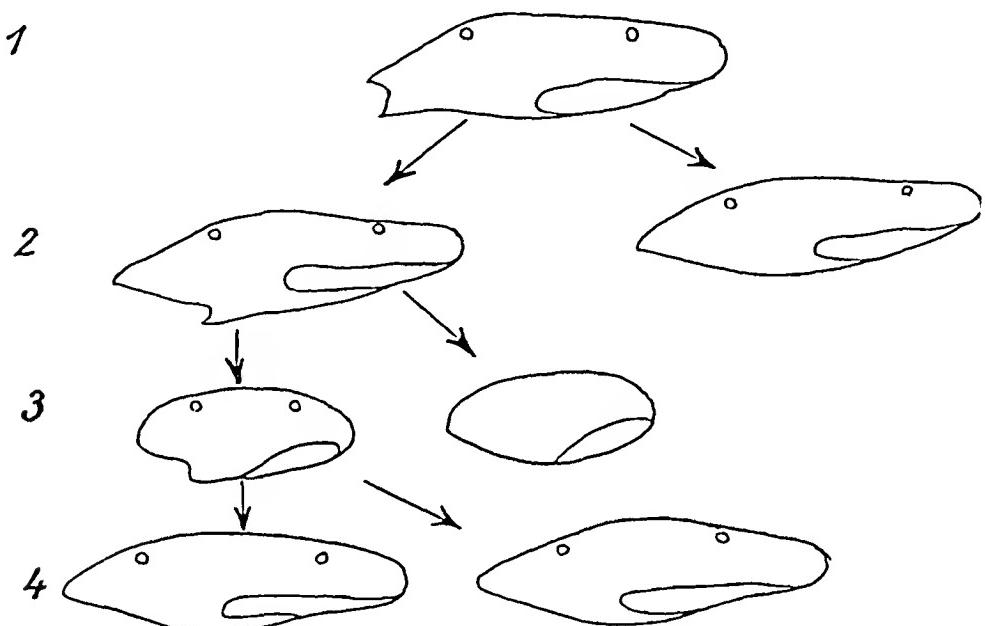


Fig. 91. Scheinvererbung bei *Paramecium*. Der Körperfortsatz verschwindet in der 4. Generation. Nach Jennings 1908. Fig. 8.

konnten; diejenigen Biotypen, welche übrig blieben, waren entweder von vornherein immun, oder sie erlangten die Immunität durch Änderung ihres Keimplasmas.

## II. Nachweis der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft.

Bei dem Nachweis einer somatischen Vererbung (wie ich mich kurz ausdrücken will) sind zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem, ob die betreffende Eigenschaft experimentell erzeugt wurde und also ganz jungen Datums ist, oder ob sie schon seit Generationen zu den erblichen Merkmalen gehört und nun durch theoretische Erwägungen entschieden werden soll, wie sie seinerzeit bei ihrem ersten Auftreten erworben wurde.

A. Bei einer experimentell hervorgerufenen Eigenschaft hat sich dieser Nachweis auf folgende drei Punkte zu erstrecken:

1. muß eine spezifische Eigenschaft am Soma durch einen bekannten Reiz (Originalreiz) hervorgerufen worden sein;
2. muß diese Eigenschaft völlig neu sein;
3. muß diese Eigenschaft mindestens in  $F_1$  und  $F_2$  trotz fehlenden Originalreizes bei unveränderten sonstigen Verhältnissen wieder aufgetreten sein, wobei aber zugegeben ist, daß sie eventuell in abgeschwachtem Grade wieder erscheint.

Selbstverständlich muß der Bericht über den Versuch so ausführlich sein, daß genau zu ersehen ist, wie viel Nachkommen das induzierte Merkmal geerbt haben, und in welchem Grade es wieder aufgetreten ist. Soll aus einem solchen Versuch der Schluß gezogen werden, daß der Originalreiz keine erblichen Folgen gehabt hat, so muß der Reiz auf eine größere Anzahl von Generationen eingewirkt haben, ehe gefolgert werden darf, daß er nicht auf das Keimplasma von Einfluß gewesen ist. Obige drei Punkte bedürfen noch weiterer Erläuterungen.

Ad 1. Die Wirkung des Originalreizes muß eine spezifische sein. Es genügt nicht, wenn allgemeine Symptome von Gesundheit (Große, Kraft, Gewicht) oder Körperschwäche in  $F_1$  oder  $F_2$  wiederkehren, weil diese direkt durch die äußeren Verhältnisse bedingt sein können. Es genügt auch nicht, wenn die Veränderung der Eltern nur teilweise oder in modifizierter Form bei den Nachkommen sich zeigten. Aus diesen Gründen sind eine Anzahl Versuche nicht beweiskräftig. Hierhin gehören z. B. die Blutenvariationen, welche Klebs (1909) an *Sempervivum* durch besondere Ernährung und Entfernung der typischen Blüten erzeugte. »Die Mutterblüten zeigten gleichzeitig die allerverschiedensten Formen der Variation. Bei den Samlingen fand eine Art Trennung der Variationen statt. Bei dem einen Exemplar waren nur die Zahl und die Stellung der Glieder verändert; bei dem zweiten war wesentlich eine völlige oder unvollständige Umwandlung der Blüten in Rosetten erfolgt. Die beiden letzten Exemplare zeigten in fast allen Blüten die Petalodie«. Bis jetzt liegt nur die  $F_1$  vor. — Blaringhem (1907) will durch Verletzungen an Mais und andern Pflanzen Veränderungen hervorgerufen haben, die

haben können, und gewisse Merkmale zwar gegenwärtig bedeutungslos, aber auf früheren phyletischen Stadien selektionswertig gewesen sein können. Der Wahrscheinlichkeitsbeweis einer derartigen Vererbung hat sich also dann darauf zu erstrecken, daß

1. die betreffende Bildung entweder seit ihrem ersten Auftreten indifferent oder schädlich gewesen sein muß, oder daß wenigstens von einer bestimmten phyletischen Stufe an — man denke an die rudimentären Organe — diese Prädikate zutrafen;
2. die betreffende Bildung oder Veränderung nicht auf zufälliger blastogener Variabilität beruht haben kann, sondern somatogenen Ursprungs gewesen sein muß.

Dieser Einwand einer zufälligen Keimesvariation wird sich für eine in der Phylogenie plötzlich entstandene Bildung (plötzlicher Verlust der Hörner, plötzliches Auftreten eines gleichgültigen Färbungsmerkmals) nie ausschließen lassen, wohl aber bei einem über viele Generationen derselben Art sich erstreckenden Umwandlungsprozeß, da eine andauernde Wiederholung solcher zufälliger Keimesvariationen nicht angenommen werden kann. Es kommen also für die Beweisführung nur solche indifference oder schädliche Eigenschaften in Betracht, die nicht plötzlich, sondern allmählich im Laufe von Generationen entstanden sein müssen oder wo aus andern Gründen der blastogene Ursprung ausgeschlossen werden kann.

Wir werden im folgenden sehen, daß es tatsächlich für jede Kategorie einwandfreie Beispiele für eine somatische Vererbung gibt, und daß wir dieses Prinzip daher auch auf solche Fälle mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ausdehnen dürfen, wo sich dieser Nachweis nicht streng erbringen läßt. Ehe wir auf diese Beispiele näher eingehen, sei noch eine andre Vorfrage erledigt.

### **III. Vorstellbarkeit eines Übertragungsmodus einer somatogenen Eigenschaft und Vererbungshypothese.**

Von Weismann, Müller de la Fuente (1905, S. 482) und andern Forschern wird immer wieder behauptet, man könne sich nicht vorstellen, wie eine Eigenschaft des Somas auf das Keimplasma der Genitalzellen übertragen werde. Theoretische Bedenken liegen gegen eine

solche Möglichkeit nicht vor, wenn man annimmt, daß erstens alle (oder fast alle) Körperzellen etwas Keimplasma besitzen, und daß zweitens die somatischen Keimplasmaportionen unter sich und mit den genitalen durch organische Leitungsbahnen verbunden sind. Die erste Annahme bereitet keine Schwierigkeit, weil die Regenerationserscheinungen direkt für ihre Richtigkeit sprechen; sie wird von den meisten Biologen um so bereitwilliger zugestanden, als die Kernteilungen ja in der Mehrzahl der Fälle erbgleich zu verlaufen scheinen, was dazu führen muß, daß alle Kerne etwas unverändertes Keimplasma erhalten. Selbst Weismann hat seine ursprüngliche Ansicht, daß eine kontinuierliche Zerlegung des Keimplasmas in den somatischen Zellen stattfindet, teilweise aufgegeben und gibt zu, daß unter Umständen »Nebenidioplasma« oder »inaktives Regenerationsplasma«, d. h. intaktes Keimplasma, in die Gewebe übertritt. Befindet sich demnach etwas Keimplasma in jedem Kern, so ergibt sich die weitere Folgerung, daß die spezifische Ausbildung jeder Gewebezelle darauf beruht, daß in dem zugehörigen Kern außer diesem Keimplasma eine besondere Determinantenart  $D^4$  vorherrscht. Jeder Kern ist also spezialisiert durch das numerische Übergewicht oder durch die besondere Aktivität dieser Determinantensorte, enthält aber daneben etwas intaktes, aber für gewöhnlich inaktives Keimplasma. Da der Kern die gesamte Lebenstätigkeit der Zelle beherrscht, so wird jeder auf die Zelle ausgeübte Reiz zuerst die spezifischen Determinanten  $D^4$  im Kern beeinflussen, und diese werden dann das Zytoplasma zu der Reizreaktion veranlassen. Die äußerlich sichtbare Reizwirkung, also z. B. Produktion eines veränderten Sekrets bei einer Drusenzelle, einer Kutikularverdickung bei einer Hautzelle, wird demnach vom Kern ausgelöst.

Nach der zweiten Annahme sind alle Keimplasmaportionen, die somatischen und die genitalen, durch organische Leitungsbahnen irgendwelcher Art untereinander verbunden, so daß der Reiz, wenn er intensiv genug ist, von der Peripherie des Körpers bis zu den Keimzellen vordringen kann. Die Frage nach der Natur dieser Leitungsbahnen kann zunächst offen bleiben. Da die meisten Zellen durch interzellulare Plasmabrücken verbunden sind und da alle Organe bei Tieren und Pflanzen nachweislich in korrelativer Wechselwirkung stehen, so scheint

mir die Annahme solcher Keimplasmabahnen keine »unvorstellbare Hilfsthorie« zu sein. Da der von außen kommende Reiz in den Kernen jedes Gewebes eine spezifische Sorte von Determinanten ( $= D^p$ ) in der Überzahl und von besonderer Empfindlichkeit antrifft, so wird er diese allein verändern, indem er sie in einen spezifischen Erregungszustand versetzt, der dann durch die Leitungsbahnen auf die korrespondierenden Determinanten aller übrigen Keimplasmaportionen, einschließlich der genitalen ( $D^c$ )<sup>1</sup>, übertragen wird und hier dieselben Veränderungen bewirkt. Um ein Bild zu gebrauchen, so denke man sich in einem Saale 20 Klaviere stehen, deren Saiten je einer bestimmten Sorte von Determinanten entsprechen. So wie jede Saite ihre eigne Schwingungszahl hat und einen besonderen Ton erzeugt, so hat jede Determinante ihren besonderen Erregungszustand, welcher innerhalb gewisser Grenzen veränderlich ist nach Intensität und Qualität des Reizes. Wird eine Saite eines Instruments angeschlagen, so klingen sämtliche korrespondierende Saiten der übrigen Klaviere in abgeschwächter Tonstärke mit. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur darin, daß die Saite nach dem Aufhören der Schwingungen wieder in den früheren Zustand zurückkehrt, während die Determinanten durch Reize von genügender Intensität dauernd verändert werden und je nach der Qualität des Reizes eine bestimmte Änderung ihrer chemischen Zusammensetzung oder ihrer atomistischen Struktur erleiden. Auf Grund dieser Veränderung werden die genitalen Determinanten bei der Ontogenie der Keimzellen an dem von ihnen gebildeten Soma dieselbe Eigenschaft hervorrufen, wengleich vielleicht nur in abgeschwächterem Maße, als wie sie am Soma der vorhergehenden Generation direkt durch den Außenreiz erzeugt wurde. Der Hauptpunkt dieser Theorie, das Vorhandensein derselben

---

<sup>1</sup>  $p$  = peripher = im Soma;  $c$  = zentral = in der Keimzellen. Bei dieser Auffassung fällt eine Schwierigkeit fort, auf welche Häcker (1912, S. 153) aufmerksam gemacht hat. Er meint, wenn die somatische Veränderung  $A$  in den Keimzellen eine Veränderung  $a$  erzeugt, so sei nicht anzunehmen, daß in der Ontogenie  $a$  wieder  $A$  hervorrufen könne, sondern infolge der ganz andern Verhältnisse im kindlichen Organismus würde  $a$  etwa  $B$  erzeugen. Wenn  $D^p = D^c$  ist, so darf man annehmen, daß  $D^c$  dieselbe Bildung veranlaßt, nachdem es durch die Zellteilungen in dasselbe Gewebe gelangt ist, auf welches  $D^p$  einwirkte.

Determinanten im Soma und in den Keimzellen, läßt sich beweisen durch die Temperaturexperimente an Schmetterlingspuppen. Obwohl hier der Reiz zwei ganz verschiedene Gebilde, die Flügelanlagen der Puppe und die Keimzellen, trifft, erzeugt er doch dieselbe Wirkung; also müssen diese Gebilde dasselbe empfängliche Element enthalten haben.

Dabei ist auch mit der Möglichkeit zu rechnen, die schon Fischer (1902, S. 506) angedeutet hat, daß eine somatische Determinante durch einen Reiz verändert wird und diese Veränderung auf die Keimzellen übertragen, ohne daß sie imstande wäre, sofort mit einer außerlich sichtbaren Reaktion auf den Reiz zu antworten, sei es, daß das zugehörige Zellplasma schon zu alt ist, um überhaupt noch Neubildungen hervorzurufen, sei es, daß erst später, z. B. bei der nächsten Häutung, die für eine solche Reaktion notwendigen Bedingungen gegeben sind. Es ist demnach denkbar, daß die Epidermis eines Käfers von einem Temperaturreiz getroffen wird und die Reizwirkung erst in der nächsten Generation sich äußert, weil der Chitinpanzer nicht mehr umbildungsfähig war.

---

Für die im vorstehenden skizzierte Vererbungshypothese ist zweierlei charakteristisch. Sie baut sich erstens auf der Determinantentheorie auf, ist also durch und durch präformistisch gedacht, und zweitens nimmt sie an, daß die gleichen Determinanten in den somatischen Kernen wie in denjenigen der Keimzellen vorhanden sind, und daß sich hieraus die Möglichkeit einer gleichsinnigen Abänderung des Somas und der Sexualzellen erklärt. Diese beiden Annahmen muß meines Erachtens jede Hypothese einer Vererbung erworbener Eigenschaften machen. Dagegen ist die oben in Anlehnung an frühere Forscher vertretene Ansicht, daß das gesamte Keimplasma in jedem somatischen Kern sich befindet, nicht unbedingt nötig, sondern ich habe sie nur übernommen, weil die Regenerationserscheinungen sonst nicht zu verstehen sind, und ich gebe auch zu, daß es wahrscheinlich hochspezialisierte Gewebe (z. B. Ganglienzenellen) gibt, welche nur einen Teil des Determinantenkomplexes besitzen und aus diesem Grunde keine oder nur eine beschränkte Re-

generationsfähigkeit haben. Für die obige Hypothese würde es aber genügen, wenn in den Kernen der ausgebildeten Gewebe nur die für ihre Funktion notwendigen Determinanten vorhanden sind und wenn bloß die Kerne der Keimzellen die gesamte Garnitur aufweisen. Sie verträgt sich also sowohl mit einer erbgleichen wie mit einer erb-ungleichen Kernteilung.

Die Determinanten sind anzusehen als kleinste Teilchen des Keimplasmas, welche auf Grund ihrer besonderen chemischen Zusammensetzung spezifische Wirkungen ausüben und bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängig sind. Ihre Existenz ist in hohem Maße wahrscheinlich geworden durch die Mendelschen Spaltungen, welche sich fast restlos durch die Annahme solcher unabhängiger Erbinheiten erklären lassen. Es ist gleichgültig, ob man sie sich als Atomgruppen innerhalb des riesenhaft komplizierten Keimplasmamoleküls denkt oder als getrennt nebeneinander liegende Moleküle der Keimplasmasubstanz. Gegen die Determinantentheorie wird häufig der Einwand erhoben, sie sei unhaltbar, weil sich die Moleküle gegenseitig beeinflussen und chemisch umsetzen müßten. Dieses Argument halte ich nicht für zwingend, da es feststeht, daß in einer Mischung verschiedener Verbindungen, die sogar gelöst sein können, diese keineswegs sämtlich aufeinander einzuwirken brauchen. Wenn daher das Keimplasma die Determinanten  $a-z$  enthält, so ist es wohl denkbar, daß bei Beginn der Ontogenie nur  $a-f$  aufeinander einwirken; dadurch werden die nötigen Bedingungen dafür geschaffen, daß nun  $g$  das Spiel seiner Kräfte entfalten kann, usf.

Einige Forscher haben den Versuch gemacht, die Vererbung erworbener Eigenschaften ohne Determinanten verständlich zu machen; aber ich glaube, diese Versuche sind gescheitert. Semon begnügte sich in der ersten Auflage (1904) seines geistvollen Buches die »Mneme« mit der Annahme, daß der Reiz ein »Engramm«, d. h. eine dauernde Veränderung der organischen Substanz hervorruft, infolge deren ein »Erregungszustand« bei seiner Wiederholung leichter durchlaufen wird als beim ersten Auftreten. Wie das nun möglich ist, daß dieselbe einheitliche Substanz Tausende von Eindrücken bewahren soll, ohne daß eine getrennte Lokalisation dieser Engramme stattfindet,

verriet uns Semon nicht, da er ausdrücklich jede Diskussion über »hypothetische Umlagerungen« (1904, S. 341) ablehnte. In der 3. Auflage (1911) hingegen hat er die Determinanten anerkannt und ihre Entstehung engraphisch zu erklären gesucht. Hatschek (1905, 1907) wollte mit seiner »Generatülttheorie« eine epigenetische Erklärung des Vererbungsproblems liefern. Wie ich aber in zwei Aufsatzen (Plate, 1906, 1907) naher ausgeführt habe, ist diese Theorie durch und durch präformistisch gedacht, denn das im Soma und in den Keimzellen befindliche Generatül (Keimplasma) setzt sich zusammen aus lauter verschiedenen »Atombezirken«, welche spezifische Wirkungen auf das Plasma der Körperzellen ausüben. Diese »Bezirke« sind daher identisch mit den Determinanten; es sind Teilchen, die einander im Soma und in den Keimzellen entsprechen und daher durch denselben Reiz gleichsinnig verändert werden können. In ähnlicher Weise glaubte Rignano (1907) in seiner »Hypothese einer Zentroepigenese« auf alle präformistischen Keime verzichten zu können. In Wirklichkeit besteht aber auch seine Keimsubstanz aus zahllosen »spezifischen potentiellen Elementen«, welche durch die funktionellen Reize gebildet werden und umgekehrt spezifische »nervöse Ströme« an das Soma während der Ontogenie abgeben. So bestätigen indirekt diese drei Autoren die Richtigkeit des oben aufgestellten Satzes, daß eine Hypothese der Vererbung erworbener Eigenschaften nur denkbar ist auf dem Boden der Determinantenlehre, weil im somatischen und im genitalen Keimplasma korrespondierende Teilchen angenommen werden müssen, die einer gleichsinnigen Veränderung fähig sind.

Die Frage nach der Natur der Reizleitung zwischen Soma und Keimzellen ist zurzeit noch nicht zu beantworten; nur das eine läßt sich sagen, daß es sich hier, wie auch Fischer (1907, S. 302) betont, um ein dynamisches und nicht um ein chemisches Prinzip handeln muß. Wir stehen hier vor derselben Schwierigkeit wie die Physiker, welche auch von Fernwirkungen der Himmelskörper aufeinander, von »elektrischen Strömen«, von »Ätherschwingungen des Lichts« reden, also von der Weiterleitung von Energien, ohne über das »wie« dieser mit unendlicher Geschwindigkeit sich abspielenden Vorgänge Näheres aussagen zu können. Man kann also in diesem Manko kein prinzipielles Hindernis gegen obige

generationsfähigkeit haben. Für die obige Hypothese würde es aber genügen, wenn in den Kernen der ausgebildeten Gewebe nur die für ihre Funktion notwendigen Determinanten vorhanden sind und wenn bloß die Kerne der Keimzellen die gesamte Garnitur aufweisen. Sie verträgt sich also sowohl mit einer erbgleichen wie mit einer erbungleichen Kernteilung.

Die Determinanten sind anzusehen als kleinste Teilchen des Keimplasmas, welche auf Grund ihrer besonderen chemischen Zusammensetzung spezifische Wirkungen ausüben und bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängig sind. Ihre Existenz ist in hohem Maße wahrscheinlich geworden durch die Mendelschen Spaltungen, welche sich fast restlos durch die Annahme solcher unabhängiger Erbeinheiten erklären lassen. Es ist gleichgültig, ob man sie sich als Atomgruppen innerhalb des riesenhaft komplizierten Keimplasmamoleküls denkt oder als getrennt nebeneinander liegende Moleküle der Keimplasmasubstanz. Gegen die Determinantentheorie wird häufig der Einwand erhoben, sie sei unhaltbar, weil sich die Moleküle gegenseitig beeinflussen und chemisch umsetzen müßten. Dieses Argument halte ich nicht für zwingend, da es feststeht, daß in einer Mischung verschiedener Verbindungen, die sogar gelöst sein können, diese keineswegs sämtlich aufeinander einzuwirken brauchen. Wenn daher das Keimplasma die Determinanten  $a-z$  enthält, so ist es wohl denkbar, daß bei Beginn der Ontogenie nur  $a-f$  aufeinander einwirken; dadurch werden die nötigen Bedingungen dafür geschaffen, daß nun  $g$  das Spiel seiner Kräfte entfalten kann, usf.

Einige Forscher haben den Versuch gemacht, die Vererbung erworbener Eigenschaften ohne Determinanten verständlich zu machen; aber ich glaube, diese Versuche sind gescheitert. Semon begnügte sich in der ersten Auflage (1904) seines geistvollen Buches die »Mneme« mit der Annahme, daß der Reiz ein »Engramm«, d. h. eine dauernde Veränderung der organischen Substanz hervorruft, infolge deren ein »Erregungszustand« bei seiner Wiederholung leichter durchlaufen wird als beim ersten Auftreten. Wie das nun möglich ist, daß dieselbe einheitliche Substanz Tausende von Eindrücken bewahren soll, ohne daß eine getrennte Lokalisation dieser Engramme stattfindet,

zu  $\frac{1}{3}$  der Gesamtmenge, ohne daß die Konstanz der Rasse aufgehoben wurde<sup>1</sup>. Bei phyletischen Umbildungen sind oft zahlreiche Organe in langsamer Veränderung begriffen, das Blut muß also von diesen gleichzeitig ebenso viele verschiedenartige Reizstoffe empfangen, die, ohne sich gegenseitig chemisch umzusetzen, bis zu den Keimzellen transportiert werden; eine wenig wahrscheinliche Annahme. Weiter ist durch nichts bewiesen, daß jede morphologische Veränderung, also z. B. die Vergrößerung eines Knochens oder die Ausbildung einer Crista oder vermehrte Zahl der Lungenalveolen oder Entstehung eines Darmcoccums, sofort mit einer spezifischen inneren Sekretion verbunden ist. Eine solche ist nur bekannt von gewissen Drüsen, darf aber natürlich nicht ohne Beweis verallgemeinert und auf jedes Gewebe übertragen werden. Aber selbst wenn man diese Annahme machen wollte, so bleibt es noch unverständlich, wie ein solcher dem Blute beigemischter Stoff, selbst wenn er unverändert bis zur Keimzelle hingelangt, in dieser eine gleichsinnige Änderung der Keimzelle bewirken soll, denn die drei Vorgänge: Organanderung — Sekretbildung — Keimplasmaveränderung sind so heterogener Natur, daß die beständige Harmonie des ersten und des letzten Gliedes dieser Kette nicht einleuchtet. Zugunsten einer chemischen Reizleitung konnten die Versuche von Pictet (1902, 1903) gedeutet werden, welcher zeigte, daß bei *Ocneria dispar*, *Abraxas grossularia*, *Vanessa urticae* und andern Schmetterlingen die Beschaffenheit des Raupenfutters von wesentlichem Einfluß auf Gestalt, Größe, Färbung und Zeichnung des Falters ist, und daß ein Wechsel der Nahrungspflanze so tiefgehende Veränderungen in der Konstitution des Tieres bewirkt, daß die so erworbenen Eigenschaften in Zeichnung und Färbung

<sup>1</sup> Die Transplantationsversuche anderer Autoren haben bis jetzt keine übereinstimmenden Resultate ergeben, so daß ich sie nur kurz erwähne. Guthrie (1908) glaubte bei Huhnern einen Einfluß der Tragamme nachweisen zu können. Davenport (1911) zeigte jedoch, daß die überpflanzten Ovarien wahrscheinlich in diesen Fällen degenerierten bei gleichzeitiger Regeneration des exstirpierten Eierstocks. Ebensowenig konnten Castle und Phillips (1911) bei Meerschweinchen und Ratten und Harms (1912) bei Regenwürmern eine Beeinflussung der implantierten Keimdruse durch das Soma der Tragamme feststellen. Gegenuüber diesen negativen Resultaten gelangte Kammerer (1913) zu positiven bei *Salamandra maculosa*, wie weiter unten (S. 477) geschildert werden wird.

Vererbungshypothese sehen, wenn es feststeht, daß gewisse Tatsachen nicht ohne eine Vererbung somatogener Merkmale zu erklären sind. Wenn die Anhänger Weismanns die Hypothese der Erbfaktoren für zulässig halten, so dürfen sie auch keine prinzipiellen Bedenken gegen die Hypothese einer organischen Reizleitung vom Soma zum Keimplasma hegen. Es hat natürlich nicht an Versuchen gefehlt, die Übertragung eines Reizes vom Soma auf die Keimzellen durch ein dynamisches Prinzip oder durch Transport von chemischen Reizstoffen mittels Hypothesen verständlich zu machen. Semon (1904) und Rignano (1907) sprechen von »nervösen Erregungen«, und schon 1876 hatte Haeckel in seiner »Perigenesistheorie« besondere Bewegungsformen angenommen. Hering, Tornier (1896), Schlater (1896) u. a. wiesen auf die Möglichkeit hin, daß die Nerven jene Übertragung vermitteln, aber da Nerven den Schwämmen und den Pflanzen fehlen, so kann die Reizleitung offenbar nicht an eine so spezialisierte Gewebeform gebunden sein. Andre Forscher (O. Hertwig, Kassowitz, Rabl [1904], Hatschek [1905, 1907]) vermuten, daß das Blut (oder allgemein die Körpersäfte) chemische Stoffe, welche im Soma Hand in Hand mit den Veränderungen auftreten, den Keimzellen zuführt und hierdurch »gleichsinnige« Abänderungen des Keimplasmas bewirkt. Sie stützen sich dabei auf die Erscheinungen, welche nach der Exstirpation der Schilddrüse (vgl. S. 113), nach Erkrankung der Nebennieren und Kastration (vgl. S. 309) auftreten, und aus denen klar hervorgeht, daß es Drüsen mit »innerer Sekretion« gibt, welche andre Organe in hohem Grade zu beeinflussen vermögen. Auch diese Auffassung ist meines Erachtens nicht haltbar. Jene Versuche beweisen nur, daß gewisse innere Sekrete nicht entbehrt werden können, und daß ihr Mangel daher irgendwelche Störungen des Wachstums oder der Funktion gewisser Organe nach sich zieht. Sie gestatten aber nicht den Schluß, daß etwas verstärkte oder etwas verminderte Funktion eines Organs die Blutbeschaffenheit so verändert, daß die Keimzellen sofort umgestaltet werden. Wäre dies der Fall, so müßte die Bienenkönigin, welche meist nur zweimal (beim Vorfluge und dem Hochzeitsfluge) ihre Flügel braucht, diese längst verloren haben. Schon früher hat Galton gezeigt, daß man das Blut von weißen Kaninchen in schwarze einführen kann, sogar bis

mit Recht den Schluß, daß der Originalreiz, mag er psychischer oder rein materieller Natur gewesen sein, in der organischen Substanz eine bleibende Veränderung, ein Engramm, hervorruft, welche bedingt, daß eine Wiederholung möglich ist, wenn nur ein Teil der ursprünglichen Bedingungen gegeben ist. Hiermit schließt der Semonsche Gedankengang ab: das Gedächtnis erklärt zwar nicht die Vererbung und diese nicht das Gedächtnis, aber beide lassen sich auf dieselbe organische Grundeigenschaft, auf die Fähigkeit Engramme aufzunehmen, zurückführen, und hierin liegt der theoretische Fortschritt.

So weit stimme ich mit Semon überein, aber ich vermag ihm nicht beizupflichten, wenn er nun in diesen Übereinstimmungen mehr sieht als Analogien, wenn er (1911, S. 387) meint, daß dem Gedächtnis und der Vererbung »ein identisches Prinzip zugrunde liegt, daß ihr Ablauf von ein und derselben Gesetzmäßigkeit beherrscht wird«. Den Kardinalunterschied sehe ich nicht mit Detto (1905) darin, daß es sich auf dem einen Gebiet um psychische Vorgänge, auf dem andern um materielle handelt, denn da erstere absolut an die Substanz des Nervensystems gebunden sind, so liegen in beiden Fällen materielle Änderungen des Protoplasmas zugrunde, die direkt miteinander verglichen werden können, sondern für mich besteht die Hauptdifferenz darin, daß beim Gedächtnis sich die Wiederholung in demselben Gehirn abspielt, welches den Originalreiz empfing, während bei der Vererbung die Wiederholung in der nächsten Generation sich zeigt und damit erst das eigentliche Problem, nämlich die Übertragung des Reizes vom Soma auf die Keimzellen, beginnt. Daß eine Ganglienzelle ein Engramm erleidet und dann bei Wiederholung des Reizes leichter oder auch bei veränderter energetischer Situation ähnlich wie früher reagiert, ist nicht so auffallend. Sehen wir doch, daß eine solche »Gewöhnung« auch bei vielen toten Körpern sich zeigt: eine Maschine läuft sich ein, d. h. sie geht nach einiger Zeit leichter als am Anfang; eine Geige klingt besser, wenn sie erst eine Zeitlang gespielt ist; hat man etwas metallisches Kupfer in verdünnter Salpetersäure gelöst, so löst sich ein zweites Stück Kupfer schneller auf als das erste wegen der katalytischen Wirkung des gelösten Metalls. Daß aber ein auf die Haut ausgeübter Reiz in seiner Wirkung an der Haut der nächsten Generation wieder erscheint, ist eine total

sich noch teilweise bei der nächsten Generation zeigen, auch wenn sie mit dem gewöhnlichen Futter aufgezogen wurde. In diesem Falle wurde sicherlich ein chemischer Reiz durch die veränderten Körpersäfte auf die Flügelzellen ausgeübt, und vermutlich auch auf die korrespondierenden Determinanten in den Keimzellen. Es handelt sich also in diesen Fällen nicht um eine Reizleitung vom Soma zu den Keimdrüsen, sondern um Simultanreize (s. weiter unten).

Ich stimme also darin mit Fischer überein, daß die Annahme einer chemischen Reizleitung unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet und wir daher der Hypothese einer dynamischen Übertragungsweise den Vorzug geben müssen; daraus folgt aber nicht, daß besondere Leitungsbahnen zwischen den gleichen Determinanten des Somas und der Keimzellen, also ebenso viel spezifische Leitungen wie Determinanten vorhanden sind, was ein unendlich kompliziertes System solcher Bahnen zwischen allen Kernen voraussetzen würde. Sowie, um bei unserm früheren Vergleich zu bleiben, dieselbe Luft die Schwingungen vieler Saiten auf andre zu übertragen vermag oder wie derselbe Draht viele Telegramme oder beim Telephon die feinsten Nuancen der Sprache befördern kann, so würde auch in einem Organismus eine Sorte von Leitungsbahnen genügen, falls jede Determinante ihren spezifischen Erregungszustand besitzt. In Übereinstimmung hiermit nehmen ja auch viele Physiologen an, daß alle Nerven dieselbe Erregungsqualität weiterleiten.

Endlich haben Hering, Semon (1904), Rignano (1907) und Fr. Darwin (1908) zum Verständnis der Vererbungserscheinungen auf das Gedächtnis hingewiesen. Wie namentlich Semon in dem oben erwähnten Buche gezeigt hat, besteht die Übereinstimmung erstens in der Wiederholung (Gedächtnis = Wiederholung von Vorstellungen, also von psychischen Vorgängen; Vererbung = Wiederholung von Wachstumsprozessen) und zweitens darin, daß die Wiederholung eintritt unter andern Bedingungen, als beim Originalvorgang gegeben waren (die Vorstellung einer Person wird zuerst durch den Anblick derselben, später durch die Betrachtung ihres Hutes oder ihrer Handschrift hervorgerufen; die ursprünglich durch Druck erzeugte Schwiele wiederholt sich, wenn sie erblich geworden ist, ohne Druck). Hieraus zieht Semon

3. wird eine somatische Determinante durch einen Reiz verändert, so ändert sich die Funktion der zugehörigen Zelle und ruft Neu- oder Rückbildungen hervor.
  4. war der Reiz intensiv genug, so kann er vom Soma bis zu den Keimzellen weiter geleitet werden. Da die Determinanten voneinander verschieden sind in ihrer atomistischen Struktur, so hat jede Sorte eine spezifische Erregbarkeit, gleichsam eine besondere Schwingungszahl. Dieser spezifische Erregungszustand kann durch die Leitungsbahnen auf die Keimzellen übertragen werden und ruft dann hier an der korrespondierenden Determinante eine gleiche, wenn auch vielfach abgeschwächte Veränderung hervor.
- 

Als Gesamtergebnis dieses Abschnitts stellen wir fest, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften nicht abgelehnt werden darf mit der Motivierung, sie sei nicht vorstellbar. Weismann gelte ohne Zweifel zu weit, wenn er behauptet (1902, II, S. 123), die Übertragung einer funktionellen Abänderung auf den Keim ließe sich »im Prinzip« nicht verstehen. Ich glaube in der geschilderten Vererbungshypothese gezeigt zu haben, daß die Determinantentheorie die theoretischen Schwierigkeiten zwar nicht völlig beseitigt, aber doch sehr erheblich einschränkt. Die Biologie braucht vor solchen Spekulationen nicht zurückzuschrecken, wenn gewisse Tatsachen ohne die Annahme einer Vererbung somatischer Veränderungen unverständlich bleiben.

#### IV. Die Tatsachen, welche für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen.

##### A. Experimentelle Tatsachen, welche keiner andern Deutung fähig sind.

I. Temperaturexperimente mit Insekten. Die hier zu schildernden Versuche sind bis jetzt nur von Tower bis zur  $F_2$ -Generation fortgesetzt worden, so daß sie allein streng beweisend sind. Da sie aber alle den gleichen Charakter haben, so behandle ich sie hier zusammen in chronologischer Reihenfolge. Der erste, welcher diese wichtigen Versuche in den Dienst der Vererbungsforschung stellte, war Standfuß (1899, S. 13). Er erhielt durch Frosteinwirkung ( $0-18^\circ C$ ) auf die

andre Sache, und hier beginnt erst die Schwierigkeit. Diese läßt sich nur mildern durch den Begriff des Keimplasmas als einer aus zahlreichen spezifischen Determinanten zusammengesetzten Erbsubstanz. Soll die Keimzelle wie ein Gehirn zahllose Engramme festhalten können, so muß sie ähnlich wie dieses mutatis mutandis gebaut sein. Jede Ganglienzelle kann nur eine Anzahl Eindrücke aufnehmen, wie das Nachlassen des Gedächtnisses in der zweiten Lebenshälfte beweist; daher sind sie in ungeheuerer Zahl im Gehirn vorhanden. Ebenso müssen im Keimplasma zahllose Determinanten sich vorfinden für die verschiedenen Vererbungsengramme. »Engramm« ist schließlich nur ein Wort für einen dunklen Vorgang, für eine besondere Reizwirkung, welche zurückbleibt nach dem Aufhören des Reizes. Stellen wir uns darunter etwas Psychisches vor, so stehen wir vollends vor einem ungelösten Rätsel; halten wir uns an den materiellen Prozeß, so kann jedes Engramm unmöglich die ganze Struktur der organischen Substanz verändern, sonst würden gleichzeitig viele notwendige Fähigkeiten verloren gehen. Es kann sich also nur um eine partielle Beeinflussung jener Struktur handeln, welche demnach atomistisch gedacht werden muß. Daher nimmt Semon neuerdings die engraphische Entstehung der Determinanten an. Es bleibt ferner ein wesentlicher Unterschied bestehen in der Art der Ekphorie (Wiedererweckung der Reizwirkung). Beim Gedächtnis ruft ein Reiz, welcher dem Originalreiz mehr oder weniger ähnlich ist, in derselben Ganglienzelle wieder dieselbe Vorstellung hervor. Bei der Vererbung aber erzeugt das Engramm der Keimzelle von sich aus, ohne daß ein neuer Reiz hinzukommen braucht, wieder die Reizwirkung. Daher kann ich mich nicht entschließen, Gedächtnis und Vererbung als wesensgleiche Prozesse anzusehen.

Zusammenfassend möchte ich betonen, daß nur die Determinantentheorie gestattet, die Vererbung erworbener Eigenschaften verständlich zu machen, indem wir annehmen:

1. es befinden sich identische Determinanten in den Kernen des Somas und der Keimzellen.
2. zwischen allen Kernen bestehen Leitungsbahnen, indem alle Zellen durch interzellulare Brücken verbunden sind. Die Kerne bilden also gleichsam die Knoten eines Netzwerks.

gekrochenen aber befanden sich 17 aberrative Exemplare (3, 4), welche in demselben Sinne wie die Eltern abgeändert waren. Da es sich um eine größere Anzahl von Tieren handelt, so ist ausgeschlossen, daß die Ähnlichkeit mit den Eltern auf einer zufälligen Variation beruht; es liegt hier vielmehr eine Vererbung einer von den Eltern erworbenen Eigenschaft vor, zu deren Erklärung die obigen zwei Annahmen der somatischen oder der parallelen Induktion möglich sind. Fischer entscheidet sich für die letztere Möglichkeit und folgt hierin Weismann, der die Temperaturexperimente von Standfuß u. a. in diesem Sinne

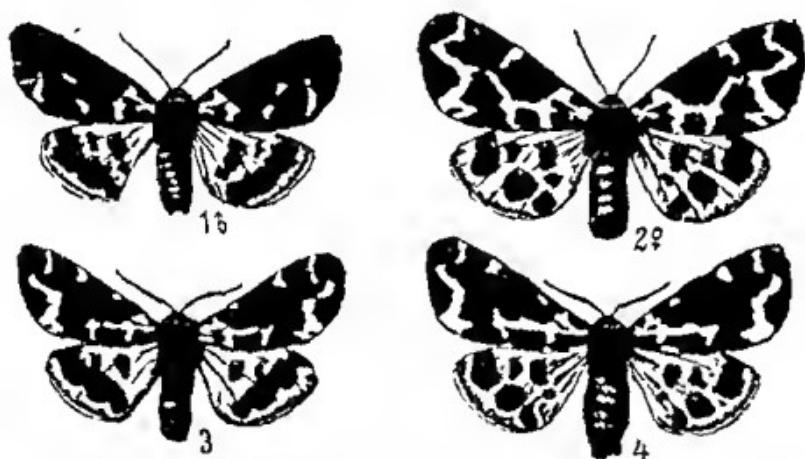


Fig. 92. *Arctia caja*. 1, 2 Puppen auf  $-5^{\circ}\text{C}$  abgekühl; 3, 4 Nachkommen von 1 und 2 bei normaler Temperatur. Nach Fischer, 1901.

gedeutet hatte, was auch ich für sehr wahrscheinlich halte. Neuerdings hat Fischer ähnliche Versuche mit Tagfaltern angestellt und die so erzielten Exemplare auf der Dresdener Hygiene-Ausstellung (1911) demonstriert und erläutert. Durch intermittierende Kältewirkung auf die Puppen wurde die var. *nigrita* von der *Vanessa urticae* erzeugt und ein Pärchen derselben zur Kopulation gebracht. Die Nachkommen wurden bei normaler Temperatur aufgezogen und ergaben: 262 = 78% normale Falter; 33 = 10% schwach veränderte; 21 = 6% mäßig stark veränderte; 14 = 4% stark veränderte; 4 = 1% sehr stark veränderte. Von demselben Schmetterling wurde ein Pärchen der var. *ichnusa* durch  $+34^{\circ}\text{C}$  erzielt, welches 142 bei normaler Temperatur aufgezogene  $F_1$

Puppen von *Vanessa urticae* einzelne besonders dunkel gefärbte Falter, und zwar lieferten über 2000 so behandelte Puppen 32 männliche und 8 weibliche Aberrationen. Aus der Kreuzung dieser Aberrationen wurden über 2000 Raupen gewonnen und bei normaler Temperatur aufgezogen. Sie ergaben aber infolge einer Infektionskrankheit nur 200 normale und vier aberrative Falter. Diese vier waren sämtlich Männchen und stammten von demselben stark aberrativen Weibchen, und sie waren alle »der Hauptsache nach im Sinne des elterlichen Typus von der Normalform« abgewichen. Da es sich hier nur um eine sehr geringe Zahl handelt, könnte man denken, daß irgendwelche zufällige Einflüsse diese vier Aberrationen hervorriefen. Demgegenüber betont Standfuß auf Grund seiner großen Erfahrungen, »daß dergleichen Individuen, wie die hier aus der Brut anormaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz denselben Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten.«

Nach Standfuß hat E. Fischer, ein Züricher Arzt (1901), noch einwandfreie Resultate erzielt. Er hat Vererbungsexperimente an *Arctia caja* L., dem bekannten Bärenschmetterling, angestellt und, wie er selbst überzeugt ist, den Nachweis erbracht, daß eine somatogene Eigenschaft unter Umständen übertragen werden kann. Seine Beobachtungen scheinen mir aber noch eine größere Tragweite zu besitzen, als er selbst ihnen zugestehen will. Er erhielt von 135 normal aufgezogenen Raupen 102 Puppen, von denen 54 bei normaler Temperatur gehalten wurden und typische Schmetterlinge lieferten. Diese Tatsache läßt vermuten, daß es sich um eine reine Rasse handelte. Um hierüber völlige Sicherheit zu erlangen, hätte der Stamm durch mehrere Generationen geprüft werden müssen, da diese Art sehr variabel ist. Die übrigen 48 wurden einer intermittierenden Kälte von  $-8^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt und ergaben 41 aberrative Formen, bei denen die braunen Flecke der Vorderflügel und die schwarzen der Hinterflügel mehr oder weniger stark verbreitert waren. Ein stark aberratives ♂ (Fig. 92, 1) und ein weniger abweichendes ♀ (Fig. 92, 2) wurden gepaart, und ihre Eier bzw. Raupen bei gewöhnlicher Temperatur ( $20-24^{\circ}\text{C}$ ) aufgezogen. Aus 173 so erhaltenen Puppen schlüpften die Schmetterlinge im Laufe von 12 Tagen aus. Zuerst erschienen lauter normale Falter, unter den zuletzt aus-

vielen Fällen nicht zu. Dauert der Reiz aber sehr lange, währt z. B. die Temperaturerhöhung infolge besonderer klimatischer Verhältnisse einige Wochen lang, so kann auch bei den Leptinotarsen eine parallele Beeinflussung der Flugelanlagen und der Keimzellen eintreten. Die Versuche sagen aber nichts darüber aus, ob und wann eine somatische Induktion möglich ist, und es wäre verfrüht anzunehmen, daß diese nur von einem Organ ausgehen kann, welches sich in der sensiblen Periode befindet.

**Kritik der Temperaturexperimente.** Weismann, Fischer, Schröder u. a. betonen die Möglichkeit, daß die Temperaturreize atavistische Anlagen auslösen. Wie oben geschildert wurde, würden diese Versuche ihre Beweiskraft für unser Problem dadurch nicht verlieren. Wer solche Ansichten vertritt, muß meines Erachtens gewisse Beweise hierfür bringen, d. h. er mußte die mutmaßliche phyletische Entwicklung der benutzten Gattungen und Arten klarstellen und auf dieser Grundlage den Rückschlag wahrscheinlich machen. Das ist aber in keinem Falle geschehen. Der Umstand, daß ganz verschiedene Mutationen gleichzeitig durch denselben Reiz erzeugt werden können, spricht ebenfalls nicht für ihre atavistische Natur. Tower erzielte namentlich ein Zurückgehen oder Verschwinden des Pigments (so bei den Mutanten *pallida*, *immaculothorax*, *albida* von *L. decemlineata*, und bei *angustovittata* von *L. undecimlineata*, s. Fig. 93), so daß »Verlustmutationen« vorzuliegen scheinen. Dafür spricht auch, daß *pallida* rezessiv ist. Bei *tortuosa* (*e*) sind die Längsbinden teilweise verschmolzen, aber trotzdem kann sie ebenfalls zu den »Verlustmutationen« gehören, welche ja äußerlich häufig einen progressiven Charakter haben (s. Vgl. S. 431), zumal sie sich rezessiv zur Stammform verhält. Ich komme also zu dem Schluß, daß die Temperaturreize in erster Linie gewisse Gene rezessiv oder latent machen; es ist sehr gut möglich, daß gleichzeitig andre Gene in ihrer Konstitution umgestaltet werden, so daß die Art sich regressiv und progressiv verändern würde. Jedenfalls liegt meines Erachtens kein Grund zu der Annahme vor, daß die Temperaturformen immer oder überwiegend Rückschläge auf frühere phyletische Stadien sind. Wieder in andern Fällen zeigen die Temperaturformen überhaupt keine Besonderheit. Schröder (1903) fand ein Pärchen melanistischer Stachelbeerspanner (*Abraxas grossulariata*) im Freien und erhielt von ihnen über 100 Puppen.

an den Imagines auftreten, die aber alle nicht erblich sind. Die Keimzellen sind nämlich allein beeinflußbar, während sie wachsen und heranreifen. Diese sensible Periode tritt einige Tage nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe oder nach Beendigung der Winterruhe ein und liefert echte erbliche Mutationen und zwar nicht selten mehrere verschiedene gleichzeitig, was vielleicht so zu erklären ist, daß auch das Alter der

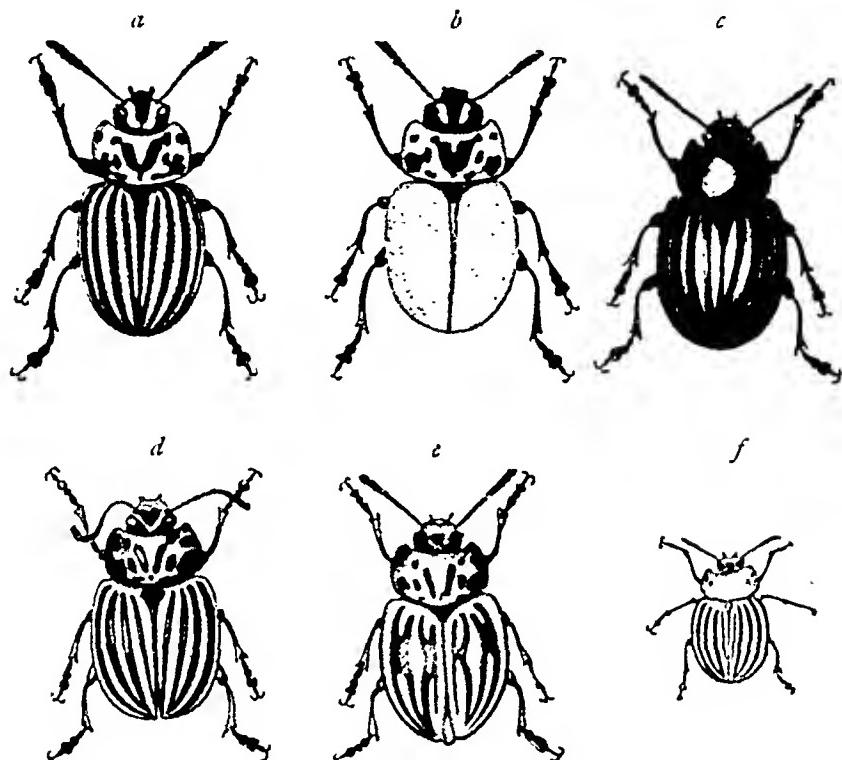


Fig. 93. Mutationen von Koloradokäfern. *a* *Leptinotarsa undecimlineata*, *b* ihr Mutant *angustovittata*, *c* der Mutant *melanothorax* von *L. multitaeniata*, *d* *L. decemlineata* mit den Mutanten *e tortuosa* und *f defectopunctata*. Nach Tower 1906 aus Plate 1913.

Eier von Bedeutung ist oder die Eltern von verschiedener genotypischer Zusammensetzung waren. Auf Fig. 93 sind einige solcher Mutationen dargestellt, welche sich durch Generationen hindurch als völlig konstant erwiesen. Weitere Einzelheiten über diese höchst interessanten Kreuzungen findet der Leser in der Vbgl. S. 439ff. Man kann aus ihnen einen wichtigen Schluß ziehen, welcher natürlich noch weiterer Prüfung an andern Arten bedarf, daß nämlich eine parallele Induktion voraussetzt, daß die sensiblen Perioden des beeinflußten Organs und der Keimzellen wie bei *Arctia caja* zusammenfallen. Dies trifft vielleicht in sehr

mehrere Laichperioden an diese Art der Eiablage gewöhnt, so bleiben sie dabei auch unter normalen Temperaturen und kehren erst allmählich zur alten Gewohnheit zurück. War die Instinktänderung bei den Eltern fest geworden, so zeigte sie sich auch bei den  $F_1$  und in abgeschwächtem Maße auch bei den  $F_2$ : die Tiere gingen trotz normaler äußerer Verhältnisse freiwillig ins Wasser und setzten dort ihre Eier ab. Werden die »Wassereier« künstlich in normale Bedingungen zurückgebracht, so laichen die aus ihnen hervorgehenden Individuen trotzdem wieder im Wasser. Kontrollversuche mit Eiern, welche den ♂ von den Hinterbeinen genommen waren und dann ins Wasser gebracht wurden, zeigten, daß der Wasseraufenthalt allein nicht genügt, um eine Instinktänderung herzuführen. Dazu müssen die Eltern ihre Instinkte geändert haben. Hand in Hand mit dieser veränderten Lebensweise gehen morphologische Umgestaltungen. Bei den ♂ traten in  $F_2$  Rauhigkeiten am Daumenballen und in  $F_3$  echte Brunstschwielen auf, welche in  $F_4$  schwarz wurden; der Unterarm erhielt eine stärkere Muskulatur und dieselbe eigentümliche nach innen gekehrte Stellung wie bei den Fröschen. Es erschienen also wieder die typischen Anpassungen zum Festhalten der ♀ im Wasser. Endlich erhalten auch die Larven aus den Wassereiern drei Kiemen jederseits wie die Kaulquappen der Frösche, während die *Alytes*-Larven normalerweise nur eine haben (Fig. 95). Alles in allem also ein



Fig. 95. Entwicklung der »Wassereier« bei *Alytes obstetricans*. 1 Kopf der frisch ausgeschlüpften Larve (1. und 2. Generation) mit einer Kieme. 2 desgl. 5. Generation mit 3 Kiemen. 3 Vorderarm des ♂ normal 4 der 5. Generation. 5 normale Stellung der Vorderbeine 6 bei den ♂ der 5. Wasserei-Generation. Aus Kammerer 1910, Fig. 8.



Fig. 94. Stachelbeerspanner. *a*, *b* aberrative und melanistische Eltern, durch Temperaturveränderung hervorgerufen; *c*, *d*, *e* deren Nachkommen bei normaler Temperatur; *f* normale Zeichnung. Nach Schröder, 1903.

58 wurden bei normaler Temperatur gehalten und lieferten, wie zu erwarten war, alle Übergänge von normalen bis zu melanistischen Exemplaren. 47 Puppen wurden einem Temperaturexperiment unterworfen und ergaben ungefähr dieselbe Variationsreihe. Zwei besonders melanistische Tiere (Fig. 94, *a*, *b*) wurden gekreuzt und ihre Nachkommen unter normalen Verhältnissen aufgezogen; sie ergaben natürlich sehr verschiedenartige  $F_1$ , ohne aber den Melanismus der Eltern ganz zu erreichen. Es scheinen hier mehrere homomere Faktoren die verschiedenen Grade der Pigmentierung zu bedingen, jedenfalls haben die Temperaturreize in diesem Falle keine Verschiebung bewirkt, die nicht auch ohne sie auftreten konnte, und man kann aus ihnen nicht eine Tendenz zu Rückschlägen ableiten, wie Schröder glaubt.

II. Experimentelle Instinktänderungen. Kammerers (1909) Versuche mit *Alytes* und *Salamandra*. Hält man Geburtshelferkröten bei  $25-30^\circ\text{C}$ , so geben sie ihre gewöhnliche Brutpflege auf und kehren zu den primitiven Zeugungsgewohnheiten der übrigen Froschlurche zurück. Die ungewohnte Hitze veranlaßt sie, ins Wasser zu gehen und hier zu kopulieren und die Eier abzusetzen, deren Gallerthüllen aufquellen, so daß sie nicht mehr als Laichschnur um die Hinterbeine der Männchen aufgewickelt werden können.

Haben sich die Tiere durch

sich (Fig. 96), daß bei Kreuzungen eines normalen brütpflegenden ♂ (*N*) mit einem veränderten (*V*) im Wasser laichenden ♀ das normale Verhalten in *F*<sub>1</sub> dominierte und daß in *F*<sub>2</sub> eine typische Mendelsche Spaltung eintrat. Wurde aber umgekehrt (Fig. 97) ein verändertes ♂

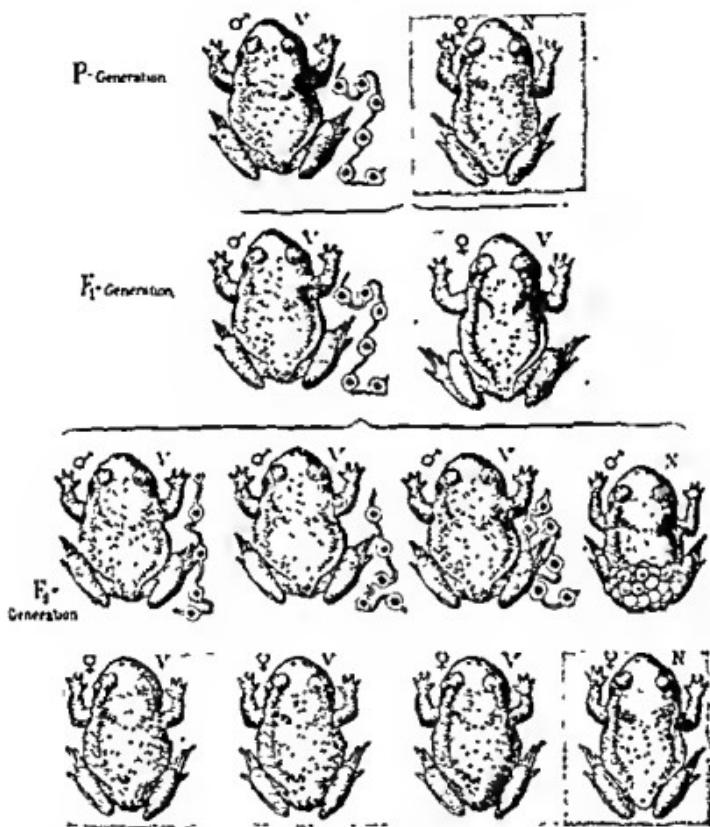


Fig. 97. *Alytes obstetricans*, Geburthelferkrote. Kreuzung eines veränderten (*V*) nicht brütpflegenden ♂ mit normalem (*N*) ♀. Nach Kammerer 1910.

mit einem normalen ♀ gekreuzt, so erwies sich das veränderte Verhalten als dominant. Die dominante Eigenschaft ist also eigentümlicherweise immer an das männliche Geschlecht gebunden, wofür eine Erklärung zurzeit noch aussteht. Seinen ist der Ansicht, daß bei allen Instinktsänderungen eine parallele Induktion ausgeschlossen ist. Ich stehe auf dem Standpunkte, daß sich darüber nichts Sichereres aussagen läßt. Da aber zu der Instinktsänderung in diesem Falle hohe Temperatur auf

Atavismus, wie er nicht deutlicher gewünscht werden kann und zugleich ein Beweis, daß Dollos Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der phyletischen Vorgänge Ausnahmen zuläßt. Nun könnte vielleicht ein Skeptiker meinen, daß es sich auch in diesem Falle um

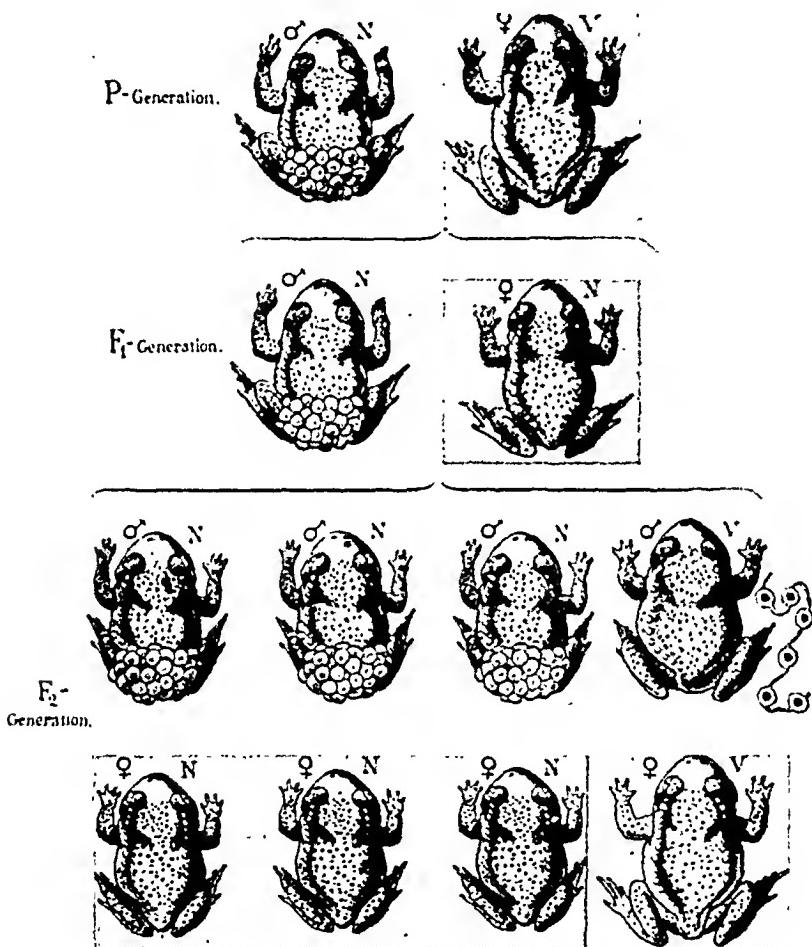


Fig. 96. *Alytes obstetricans*, Geburtshelferkröte. Kreuzung eines normalen (N) brütpflegenden ♂ mit einem veränderten (V), im Wasser laichenden ♀.  
Nach Kammerer 1910.

eine zytoplasmatische Umstimmung handele, da ja Tiere bei Rückversetzung in die normalen Verhältnisse auch wieder die alte Brutpflege annehmen. Es fehlt also dieser Erwerbung die Unabhängigkeit von der Außenwelt, welche die Mutationen sonst in so hohem Maße charakterisiert. Trotzdem kann man wohl nicht zweifeln, daß hier durch die hohe Temperatur das Keimplasma beeinflußt wurde, denn es zeigte

zwang, sich zu verwandeln in das kiemenlose, nur durch Lungen atmende *Ambystoma mexicanum*. Es gelang ihr auch Individuen der letzteren Rasse zur Fortpflanzung zu bringen und aus den Eiern 20 Larven zu erhalten, welche sich alle ohne Ausnahme in Landmolche verwandelten, obwohl sie unter solchen Bedingungen gehalten wurden, daß bei einem von *Axolotl* erzeugten Tiere die Umwandlung unter keinen Bedingungen erfolgt wäre», woraus v. Chauvin mit Recht den Schluß zog, »daß dieser ausgeprägte Hang zur Fortentwicklung durch Vererbung auf diese Individuen übergegangen war».

III. Experimentelle Einwirkung der Bodenfarbe. Auch hier sind wieder die ausgezeichneten Arbeiten von Kammerer (1910, 1913) heranzuziehen. Er versuchte das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa*) zu verändern, indem er die Tiere auf gelbem oder schwarzem Untergrund hielt und ihre Nachkommen wieder zur Hälfte auf dem einen, zur Hälfte auf dem andern aufzog. Die Ergebnisse dieser sehr zeitraubenden Versuche (die Tiere werden erst nach  $3\frac{1}{2}$ —4 Jahren geschlechtsreif) stelle ich in der folgenden Übersicht (S. 476) zusammen.

Kammerer hat ferner gezeigt, daß bei allen diesen Farbenveränderungen nicht nur das Auge, sondern auch die Feuchtigkeit eine Rolle spielt. Auf gelber Unterlage vergrößern sich die gelben Flecke, auf schwarzer werden sie kleiner, aber diese Reaktion unterbleibt bei jederseits geblendetem Tieren. Auf feuchtem Sand entstehen neben den vorhandenen Flecken noch kleine neue, aber nur bei Anwesenheit von Licht und zwar auch bei geblendetem Tieren, so daß demnach das Licht die Haut direkt beeinflußt; auf trockenem Boden hingegen kommen keine neuen Flecke hinzu, die vorhandenen nehmen eine dunklere Farbung an durch Einlagerung von schwarzem Pigment.

Aus diesen schonen Beobachtungen folgt zunächst, daß die gelben und schwarzen Pigmentzellen der Haut in hohem Maße von der Farbe der Unterlage, daneben auch von dem Feuchtigkeitsgrad beeinflußt werden, also eine bedeutende somatische Variabilität besitzen. Aus der Reihe I ergibt sich, daß die Bodenfarbe auf die Keimzellen in *P* eingewirkt haben muß, aber nicht in »gleichsinniger« Weise, denn es tritt bei den *F<sub>1</sub>* ein neues Merkmal, die symmetrische mediane Anordnung des gelben

die Eltern eingewirkt haben muß, so kann ich mir vorstellen, daß diese auch in das Innere des Körpers eingedrungen ist und hier einen latenten Erbfaktor aktiviert hat, welcher die atavistische Vermehrungsweise auslöste.

Dem großen experimentellen Geschick von Kammerer ist es gelungen, noch einige Instinktsänderungen bei andern Tieren durch veränderte Lebensweise zu erzwingen und die Wiederkehr derselben in  $F_1$  zu beobachten. Nach den schönen bei *Alytes* erzielten Resultaten darf man demnach annehmen, daß auch in diesen Fällen eine wirkliche Vererbung eingetreten ist, wenngleich zum einwandfreien Beweis noch die Beobachtung der  $F_2$  nötig sein würde. *Salamandra maculosa* ist lebendig gebärend und setzt 14—72 Larven mit Kiemen ins Wasser ab. Durch sehr viel Feuchtigkeit und hohe Temperatur ( $30—37^\circ C$ ) können die Tiere dazu gebracht werden, die Eier direkt ins Wasser abzusetzen, während sie bei Wassermangel und Kälte die Embryonen so lange im Uterus behalten, bis sie im fertigen Zustand als »Vollmolche« geboren werden. Dabei nimmt die Zahl der Jungen von Laichperiode zu Laichperiode ab, bis schließlich wie bei *Salamandra atra* nur zwei Vollmolche geboren werden. Diese letzteren werfen beim Aufhören der Versuchsbedingungen sehr fortgeschrittene Larven mit stark reduzierten Kiemen und dokumentieren dadurch den erblichen Einfluß der den Eltern aufgezwungenen Fortpflanzungsänderung. Umgekehrt kann man *Salamandra atra* durch Darbietung von Wasser und hohe Temperaturen larvengebärend machen, und solche als Larven geborene *atrae* setzen trotz normaler Verhältnisse wieder 3—5 Larven ab. Nun kommen freilich bei diesen zwei Arten dieselben Instinktsänderungen ab und zu auch schon in der freien Natur vor. Es wäre also möglich, daß in jeder *maculosa* beide Fähigkeiten schlummern, Larven oder Vollmolche zu gebären, je nach den Temperaturverhältnissen, und daß die  $F_1$  im Eistadium beeinflußt wurden. Angesichts der Erfahrungen mit *Alytes* ist es aber zulässig, auch in diesen Beispielen eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft zu erblicken.

Das Verdienst, zuerst grundlegende Versuche dieser Art gemacht zu haben, gebührt übrigens einer Dame, Fräulein v. Chauvin (1885), welche den neotenischen *Axolotl* (Fig. 45) durch allmähliche Wasserentziehung

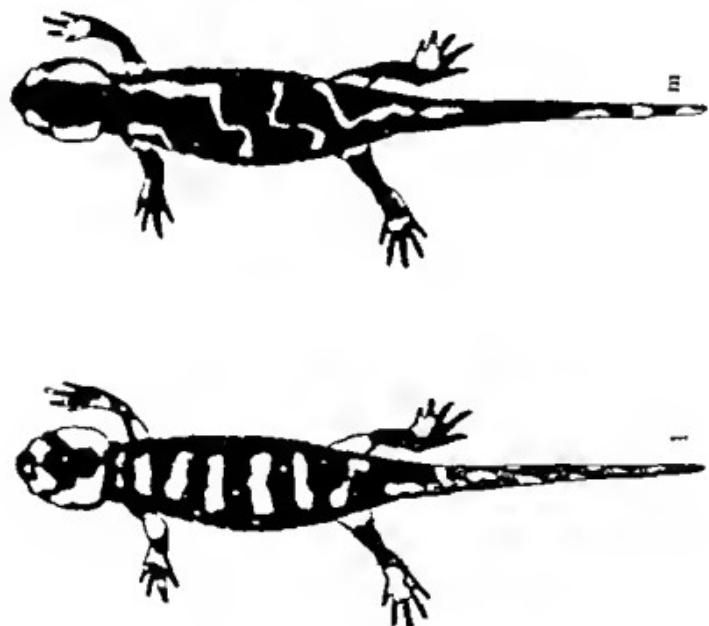
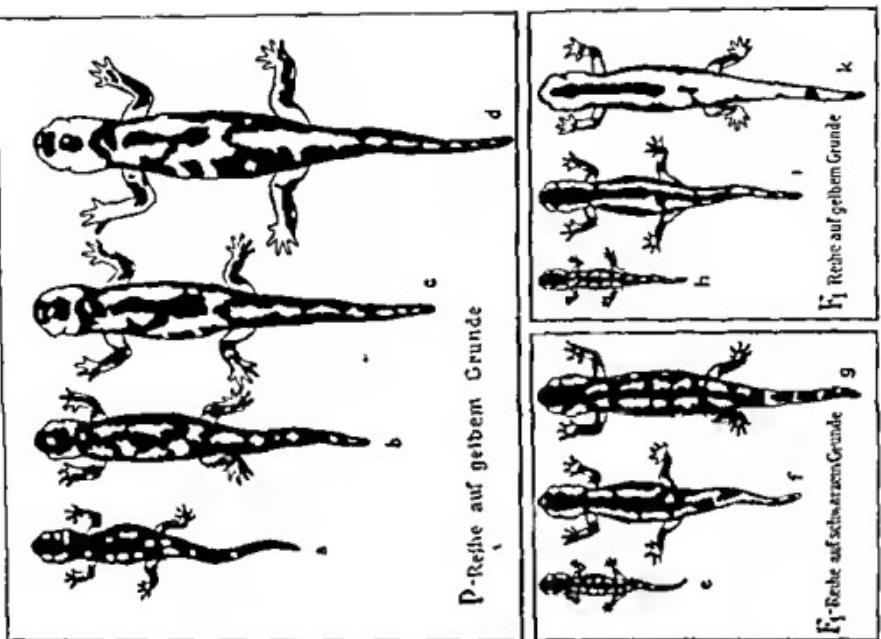


Fig. 99. Wandlungen im Karalleid eines Feuersalamanders, nach Kammerer 1910, 1913. P-Reihe: Entwicklung der Mutter auf gelber Erde in zweijährigen Pausen dargestellt, also d sechs Jahre auf gelber Unterlage. F<sub>1</sub> in einjährigen Pausen, also g bzw. k 2 Jahre auf schwarzem bzw. gelbem Grunde. F<sub>1</sub> zuerst auf Gelb, dann auf Schwarz, daan auf Gelb,

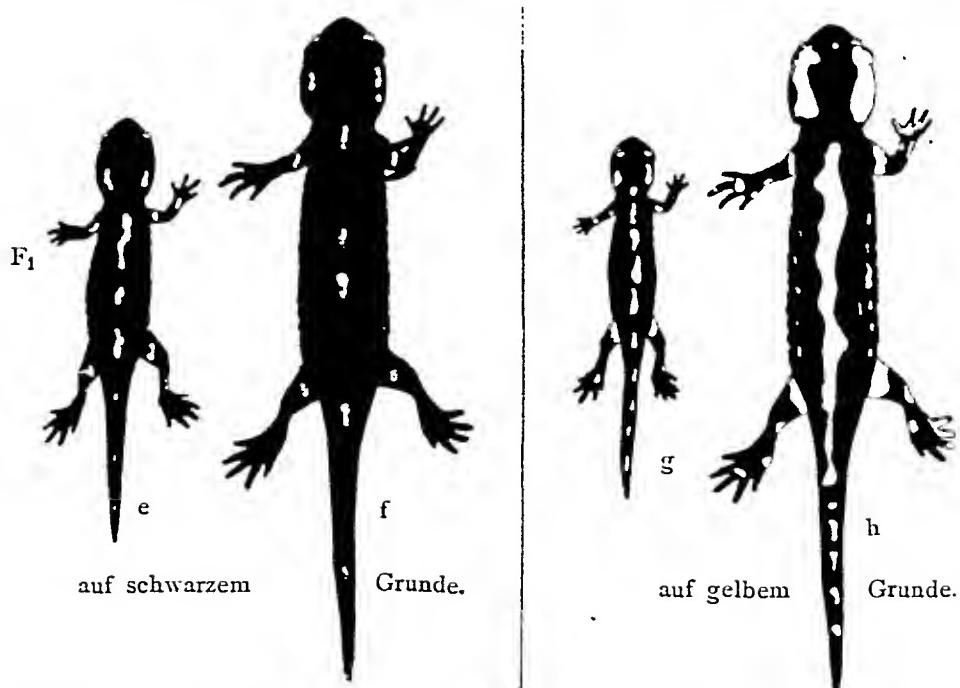
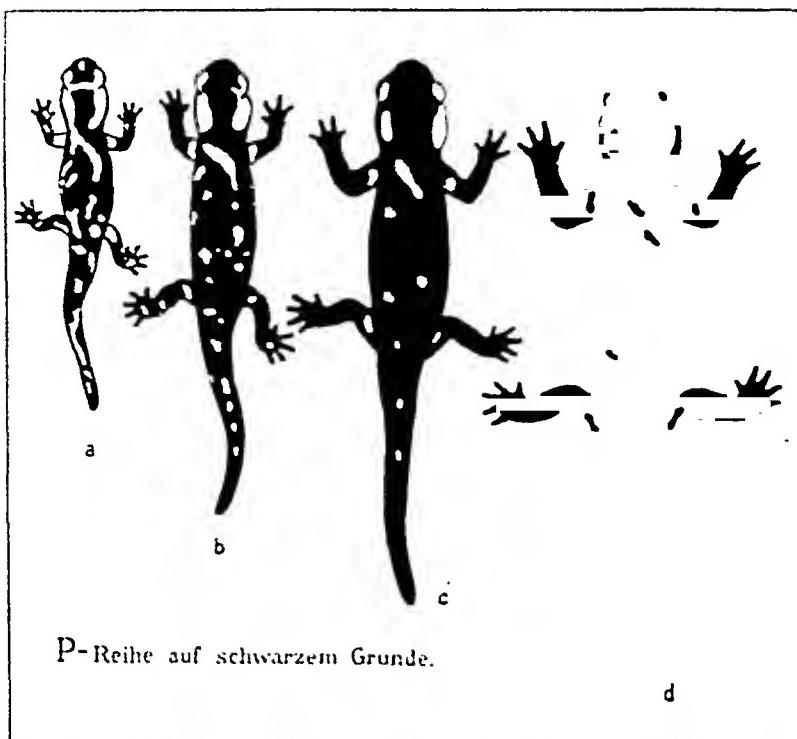


Fig. 98 a—d. Wandlungen im Farbkleid eines Feuersalamanders auf schwarzer Erde in 2jährigen Pausen, nach Kammerer, 1910, 1913; e, f die F<sub>1</sub> auf schwarzem Grunde; g, h die F<sub>1</sub> auf gelbem Grunde aufgezogen.

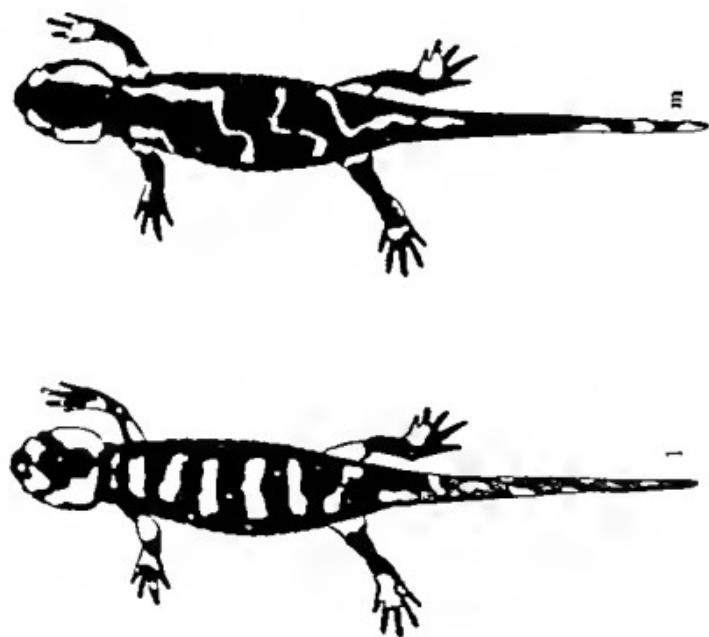
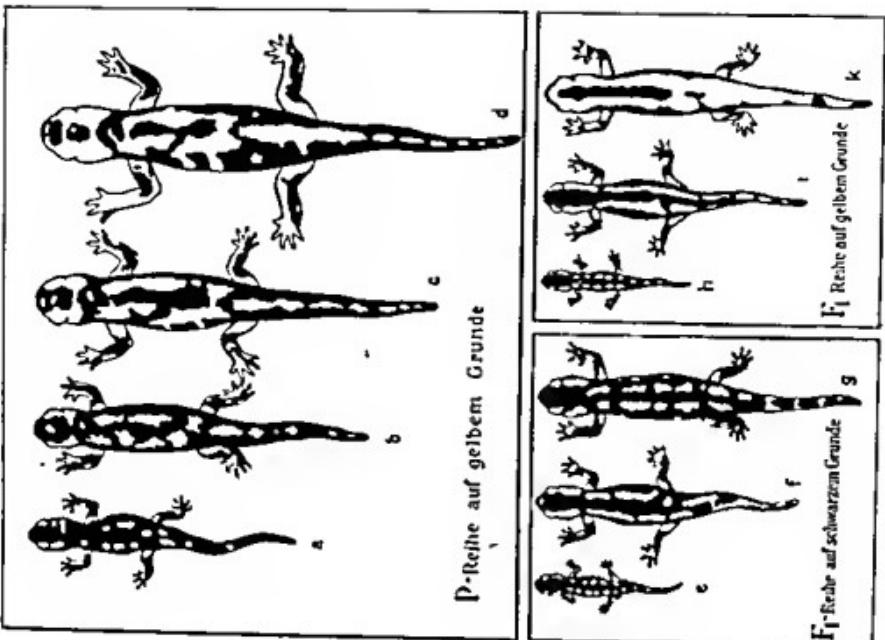


Fig. 99. Wandlungen im Karbkleid eines Feuersalamanders, nach Kammerer 1910, 1913. I.-Reihe Entwicklung der Mutter auf gelber Erde in zweijährigen Pausen dargestellt, also d sechs Jahre auf gelber Unterlage. F<sub>1</sub> in einjährigen Pausen, also g bzw. k 2 Jahre auf schwarzem bzw. gelbem Grunde. 1 F<sub>1</sub> zuerst auf Schwarz, dann auf Gelb; in F<sub>2</sub> zuerst auf Gelb, dann auf Schwarz.

I P auf schwarzem Grunde: Die Tiere werden fast schwarz, indem die Flecke immer kleiner werden u. schließlich verschwinden (Fig. 98 a—d).

a. F<sub>1</sub> auf schwarz: wenige, kleine, schmutzig gelbe Flecke in der Mittellinie des Rückens (also symmetrische Anordnung) Fig. 98 e, f. Werden diese Tiere wieder auf Gelb gebracht, so wachsen die Flecke ganz unregelmäßig aus.

b. F<sub>1</sub> auf gelb: es entsteht ein gelber medianer Mittelstreif, sonst sehr wenige kleine gelbe Flecke, Fig. 98 g, h. Solche Tiere vererben unter sich >durchweg< konstant.

Diese Symmetrie des Gelb tritt in den beiden F<sub>1</sub>-Gruppen nur auf, wenn bei den P das Schwarz sehr erheblich infolge des Experiments zugenommen hat.

II P auf gelbem Grunde: starke Vermehrung des Gelb zu 2 unregelmäßigen breiten Längsbinden (Fig. 99 a—d).

a. F<sub>1</sub> auf Schwarz: 2 symm. Fleckenreihen (Fig. 99 e), welche zuerst progressiv sich steigern zu 2 durchbrochenen Längsbinden (b), dann sich rückbilden zu 2 Reihen gelber Flecke (g). [Werden diese F<sub>1</sub> zuerst auf Schwarz, dann auf Gelb gehalten, so entstehen gelbe Querbinden, Fig. 99 l.]

b. F<sub>1</sub> auf Gelb: es entstehen 2 breite gelbe Längsbinden, also Rücken fast ganz gelb (Fig. 99, h—k) = var. *tatniata*.

a. F<sub>2</sub> auf Schwarz: fast ganz schwarz, nur wenige kleine Flecke in 2 Längsreihen, [welche bei späterer Überführung auf gelben Untergrund in Querbinden oder schräge Schnörkel auswachsen, Fig. 99 m].

b. F<sub>2</sub> auf Gelb: weitere Vermehrung des Gelb, so daß zuweilen der ganze Rücken rein gelb wird.

Pigments auf. Man geht wohl nicht fehl, wenn man darin eine Mutation sieht; sie zeigt sich in Reihe II ebenfalls, welche wertvoller ist, weil die F<sub>2</sub> vorliegt. Eine erbliche Wirkung der Zunahme des Gelb in P gibt sich in doppelter Weise kund, einmal in der Progression des Gelb bei den jugendlichen *a* F<sub>1</sub> und dann in der orthogenetischen Vermehrung des Gelb in *b* F<sub>1</sub> und *b* F<sub>2</sub>. Eine solche Steigerung wäre nicht möglich gewesen, wenn nicht auch die Keimzellen von Generation zu Generation anders geartet gewesen wären. Da nach Sečerov nur 1/173 der äußeren Lichtmenge durch die Haut bis zu den Gonaden dringt, so ist eine

parallele Induktion ausgeschlossen, und es fällt damit auch die Möglichkeit fort, daß das Plasma der Haut- und der Keimzellen gleichsinnig umgestimmt sei. So dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß die orthogenetische Steigerung auf somatischer Induktion beruht.

Daß es sich bei der künstlichen Erzeugung der zweistreifigen *taeniata*-Rasse (Fig. 99 k), welche auch in der Natur an gewissen Lokalitäten vorkommt, um eine echte blastogene Variation handelt, geht aus den Kreuzungen mit der gewöhnlichen unregelmäßig gefleckten *typica* hervor, wobei ich hinzufüge, daß die zum Versuch benutzten freilebenden *typica* nie *taeniata* erzeugen, also reinrassig sind.

## A

P *typica* × *taeniata* (nat.)

F<sub>1</sub> *typica* (418 Ex.)

F<sub>2</sub> 3 *typica* : 1 *taeniata*  
231 77

## B

*typica* × *taeniata* (kunstl.)

intermediar = 2 Fleckenreihen (395 Ex.)

intermediar, aber von Wurf zu Wurf mit steigender Asymmetrie der Flecke

## C

*typica* × *mittelstreifig* (kunstl.)

intermediar = einfache Fleckenreihe (480 Ex.)

intermediar, aber von Wurf zu Wurf steigend asymmetrisch

Während also die natürliche *taeniata* rezessiv sich verhält, wirkt die künstliche *taeniata* (und ebenso die *mittelstreifige*) zunächst stärker ein und erzeugt eine intermediäre F<sub>1</sub>, aber diese Wirkung schwächt sich in F<sub>2</sub> ab aus unbekannten Ursachen.

Auf Grund dieser Erfahrungen gelang Kammerer der bedeutungsvolle Nachweis einer somatischen Beeinflussung eines implantierten Ovars bei der (stärker wirkenden) künstlichen *taeniata*.

♀ *taeniata* (künstliche Rasse) implantiert mit Ovar

P *typica* × ♂ *typica*

F<sub>1</sub> 20 typ. + 36 intermediar mit  
2 Fleckenreihen  
statt reiner *typica*

*typica* × ♂ *taen.* (nat.)

47 taen. + 5 unregelmäßig fleckreihige  
statt (nach A) nur *typica*

*typica* × ♂ *taen.* (nat.)

83 echte *taeniata*  
statt (nach B) intermediar.

Hingegen ♀ *taeniata* (Naturrasse) implantiert mit: Ovar *typica* × ♂ *taen.* (nat.)

52 reine *typica*, wie bei A

also kein Einfluß der Tragamme, weil diese eine schwächer oder garnicht induzierende Naturrasse ist.

So ergibt sich für die untersuchte Art ein Satz, welcher für das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften von der größten Bedeutung wäre, wenn ihm allgemeine Geltung zukommen sollte: wird künstlich durch intensive Reizung eine Somation erzeugt, so kann von ihr ein gleichsinniger Einfluß auf die Gonade ausgeübt werden, so daß dieselbe Variation in der nächsten Generation blastogenen Ursprungs ist. Mit andern Worten: eine neue Somation überträgt sich unter Umständen auf das Keimplasma und die betreffende Variation erscheint dann in der nächsten Generation als Mutation. Eine solche Induktion geht aber nicht aus von den alten, erblich befestigten Merkmalen. Da Kammerer ausdrücklich hervorhebt (S. 112), daß eine Regeneration der Ovarien an den kastrierten ♀ nie stattfand, so müssen die Nachkommen den implantierten Eierstöcken entstammen, und dann sind auch die Schlüsse aus den Versuchen einwandfrei. Immerhin bedürfen sie dringend einer Nachprüfung von andern Forschern. Selbstverständlich überträgt sich nicht jede Somation auf das Keimplasma, sondern wie der im nächsten Abschnitt geschilderte Olm beweist, werden manche nicht erblich trotz zahlloser Generationen.

B. Experimente und Beobachtungen, welche zurzeit keine sicheren Deutungen zulassen.

In der Literatur findet sich eine große Anzahl Angaben über Experimente und Beobachtungen, welche angeblich eine Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen. Semon (1912) hat sie neuerdings vortrefflich zusammengestellt. Ich halte viele von ihnen jedoch nicht für beweisend und will auf einige derselben eingehen, in der Hoffnung, daß es weiteren Studien gelingen möge, alle Bedenken gegen sie zu zerstreuen.

Zu den Versuchen, welche nicht für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen, gehören zunächst diejenigen von Kammerer (1912) am Olm, *Proteus anguineus*. Dieses Tier wird bekanntlich am Licht grau bis blauschwarz, und zwar fällt die Pigmentierung um so intensiver aus, je stärker der Lichtreiz ist, je länger er dauert und je früher er einsetzt. Schlechte Ernährung vermag diese Reaktion mehr oder weniger zu hemmen, während erhöhte Temperatur sie verstärkt.

Die ♂ haben eine stärkere Tendenz zur Pigmentbildung als die ♀. Werden die Tiere erst im Alter ans Licht gebracht, so zeigt sich die Pigmentierung nur in geringem Grade, und ganz alte ♀ von 22—30 cm Länge bringen es nur noch zu schwacher Vermehrung des gelben Pigments. Werden junge farblose Tiere dem Licht ausgesetzt, so ist die Schwarzfärbung ungefähr in einem Jahr vollendet, und wenn die Tiere dann wieder ins Dunkle gebracht werden, so sind sie nach 2½ Jahren wieder völlig ausgebleicht, kehren aber bei erneuter Belichtung wieder in den gefärbten Zustand zurück. Der Olm besitzt also die Fähigkeit der Pigmentbildung, kann sie aber nur bei Licht ausüben, so wie eine Pflanze nur bei Licht grün wird oder wie die *Primula sinensis* ihre rote Blütenfarbe nur bei einer Temperatur unter 30° C entwickeln kann, bei höheren Graden aber weiße Blüten bekommt. Nach allem, was wir über die Farben der Tiere und Pflanzen wissen, kann es auch nicht zweifelhaft sein, daß hier eine erbliche, in dem Keimplasma begründete Eigenschaft vorliegt. Der gewöhnliche ungesärbte Zustand des Olm ist also eine Hemmungsbildung infolge ungünstiger äußerer Verhältnisse. Kammerer fand nun weiter, daß Olme, welche durch Lichteinwirkung eine dunkle Farbe angenommen haben, meist einer ebenfalls dunkelfarbigen Nachkommenschaft das Leben geben, mag diese nun aus Eiern oder vivipar entstandenen Jungen bestehen. Dies Resultat war von vornherein zu erwarten, da Kammerer nachweisen konnte, daß die Lichtstrahlen bis in das Innere des Körpers eindringen. Gefärbte Eltern können aber auch ungefärbte Jungs werfen, wenn sie nur kurze Zeit belichtet waren, weil das Licht im Innern des Körpers natürlich nur sehr abgeschwächt zur Geltung kommt. Umgekehrt können gefärbte Jungs von einem hellen ♀ abstammen, wenn nämlich dieses, als es dem Licht ausgesetzt wurde, schon so alt war, daß seine Haut nicht mehr reaktionsfähig war. Nach meiner Auffassung erwirbt also der Olm, wenn er ans Licht gebracht wird, überhaupt kein neues Merkmal, sondern er entfaltet nur ein schon vorhandenes; es kann demnach auch nicht von der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft die Rede sein, wie Kammerer und Semon (1912) meinen.

Ich berichte jetzt noch über einige Versuche, von denen nicht sicher angegeben werden kann, ob ihre Ergebnisse auf plasmatischer Um-

Pigmentmangel der Unterseite im Laufe der Stammesgeschichte entstand, so wird man nicht umhin können, ihn als eine Folge der Dunkelheit anzusehen, welcher die Unterseite nach dem Übergange zur bodenständigen Lebensweise ausgesetzt war. Denn erstens sehen wir, daß fast allgemein die Bewohner finsterer Wohngebiete (Höhlentiere, Parasiten der Eingeweide, holzfressende Larven usw.) pigmentlos oder schwach gefärbt sind, und zweitens hat Cunningham (1891, 1892, 1895) durch einen interessanten Versuch gezeigt, daß sich der Pigmentverlust

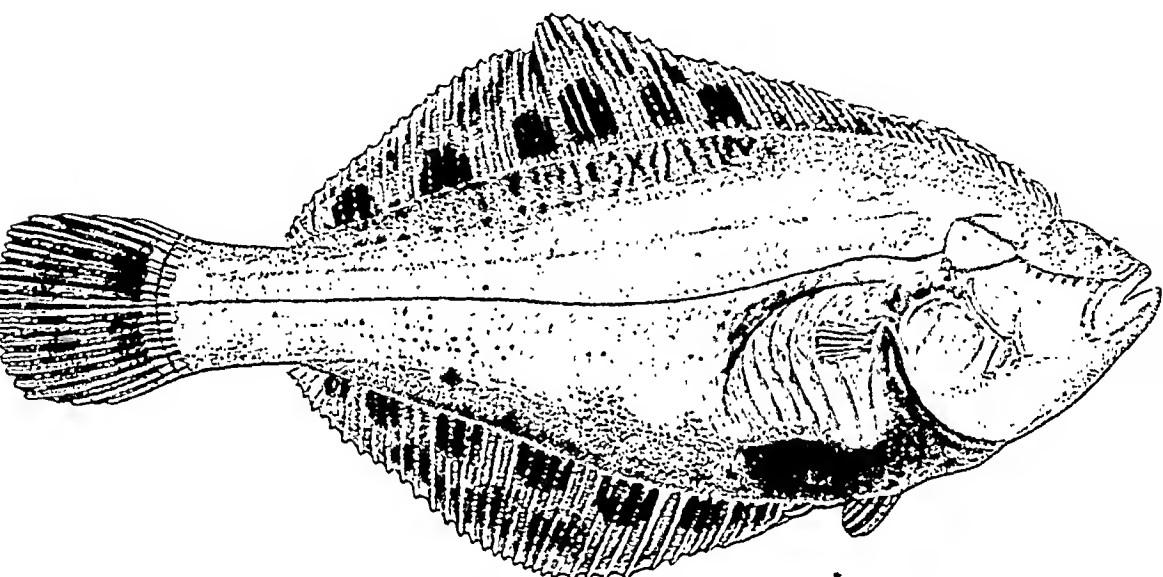


Fig. 100. Junge Flunder mit Pigment auf der Blindseite, welches durch künstliche Belichtung derselben hervorgerufen wurde. Nach Cunningham, 1891.

junger Plattfische durch Beleuchtung von unten wieder zum Teil aufheben läßt. Er setzte junge Flundern von etwa 12 mm Länge, die eben zum Boden herabgesunken und auf der Unterseite schon fast pigmentlos waren, in ein Glasbecken und ließ die Lichtstrahlen nur von unten durch einen Spiegel hineinfallen, während alle übrigen Seiten verdeckt wurden. Die Oberseite entwickelte sich normal, und die Unterseite hatte nach  $1\frac{1}{2}$  Monat den Farbstoff bis auf minimale Spuren verloren. In den folgenden 2 Monaten aber stellte sich das Pigment wieder bei den meisten Exemplaren ein, und zwar namentlich längs der Rücken- und Bauchkante (Fig. 100). Die Haut der Unterseite reagiert also jetzt noch auf Lichtreiz mit Pigmentbildung, und diese Reaktion ist sogar stärker als

die Vererbungstendenz. Cunningham schließt daraus mit Recht, daß die äußeren Faktoren ursprünglich jene Besonderheit der Plattfische veranlaßt haben müssen.

Um diesen Schluß ganz einwandfrei zu machen, sind die beiden Eventualitäten: Selektion und zufällige Keimesvariation auszuschließen. Daß die weiße Farbe der Blindseite einen Vorteil im Kampf ums Dasein bedeutet, ist nicht einzusehen. Die Möglichkeit einer blastogenen Variation aus inneren Ursachen, für die Morgan (1903, S. 259) und Häcker (1912, S. 165) eingetreten sind, ist abzulehnen, weil bei einigen Arten der Plattfische die Tiere dauernd auf der linken, bei andern dauernd auf der rechten Seite liegen. Sie haben also diese Besonderheit nicht von einer Stammform ererbt, sondern sie selbstständig und unabhängig zu wiederholten Malen erworben. Von der Stammform übernahmen sie nur die Ursachen des Herabsinkens zum Boden, die hohe schmale Körperform, die sich rückbildende Schwimmblase u. a. Jene zufällige Keimesvariation mußte also ebenfalls in gleicher Weise bei verschiedenen Arten eingetreten sein, was eine unmögliche Annahme ist. Es bleibt also nur die Auffassung übrig, daß der Pigmentverlust durch den Lichtmangel als somatische Eigenschaft erworben, aber dann erblich und damit unter gewöhnlichen Verhältnissen unabhängig von der Belichtung wurde.

Endlich wäre zu diskutieren, auf welche Weise die Übertragung auf die Keimzellen erfolgte. Ein Simultanreiz ist aus folgenden Erwägungen auszuschließen. Hatte die Dunkelheit durch die Haut hindurch beide Keimdrüsen beeinflußt und den Pigmentfaktor ausgeschaltet, so würden beide Körperseiten ungefarbt sein; hätte sie nur auf den der Unterseite anliegenden Hoden bzw. Eierstock gewirkt — was ja an sich unwahrscheinlich ist —, so wären in jeder Keimzelle auch die Determinanten der Pigmentzellen der Oberseite in derselben Weise verändert worden wie die der Unterseite. Das eine Ovar würde also völlig unpigmentierte, das andre völlig pigmentierte Nachkommen liefern, wenn wir der Einfachheit halber den Einfluß des Spermias nicht berücksichtigen. Dieser von den Vorfahren erworbene Dimorphismus mußte jetzt noch zu erkennen sein, was aber nicht der Fall ist; es kommen wohl ab und zu zweiseitig gefärbte, aber nie zweiseitig ungefärbte Tiere vor. Daher

bleibt nur die andre Möglichkeit, daß die Veränderung der Chromatophoren der Unterseite durch somatische Induktion zu den Keimzellen weitergeleitet wurde und die Determinanten der Unterseite beeinflußte.

b) Die rudimentären Organe. Ich habe in einem früheren Kapitel (S. 351 ff.) ausführlich auseinandergesetzt, daß uns für die Erklärung der Rückbildungen — wenn wir abschließen von den seltenen Fällen der umgekehrten Selektion und des plötzlichen Ausfalls einer Eigenschaft durch blastogene Variation — nur Prinzipien zur Verfügung stehen, welche voraussetzen, daß die Rudimentation zuerst am Soma beginnt und dann auf die Keimzellen durch organische Reizleitung übertragen wird. Diese Prinzipien waren der Nichtgebrauch aktiver Organe, ungünstige wachstumhemmende äußere, eventuell auch innere Reize (z. B. Reduktion der Sinnesorgane bei Parasiten) und endlich die Ökonomie der Ernährung (z. B. progressive Organe entziehen ihren Nachbarorganen die Nährstoffe). Zu diesem Schluße wurden wir gedrängt, weil sich die von den Neodarwinisten betonten Erklärungswege: Hemmung der Erbsfaktoren durch direkte Reizung des Keimplasmas, Panmixie und Germinalselektion nicht aufrecht erhalten lassen oder nicht ausreichen. Direkte Reizung des Keimplasmas kann nie ein ganzes Organ zum Verschwinden bringen, weil die vielen Determinanten eines solchen auf denselben Reiz ungleich reagieren, die eine wird gestärkt, während die andre geschwächt wird. Die Rudimentation erfolgt nicht zufällig, sondern in engster Harmonie mit der Lebensweise, obwohl die rückgebildeten Organe der Selektion entzogen sind, wenigstens von einer gewissen Stufe ab. Die rudimentären Organe sind daher ungemein wichtige Zeugnisse nicht nur für die Deszendenzlehre im allgemeinen, sondern für den Lamarckismus im besonderen. Nichtgebrauch und Nahrungsökonomie bedingen lokalisierte somatische Veränderungen, und ihre erbliche Wirkung läßt sich daher nur durch organische Reizleitung erklären. Daher erwähne ich die Rudimentationen an dieser Stelle.

Ziegler (1905, S. 3), welcher Neodarwinist ist und meine Deutung der Rückbildungen nicht anerkennen will, sucht sie auf korrelative Einflüsse zurückzuführen, die von den progressiven Nachbarorganen während der Ontogenie ausgeübt werden. Er schreibt: »Eine

Korrelation oder ökonomische Wechselbeziehung der Organe besteht ja nicht allein in physiologischer und ontogenetischer Hinsicht, sondern auch in phylogenetischer Beziehung. Es gibt auch in der Stammesgeschichte einen ‚Kampf der Teile im Organismus‘. Z. B. haben die Schlangen die Beine nicht deswegen verloren, weil sie sie nicht gebrauchten, sondern weil die phylogenetische Entwicklung in der Richtung nach einer ausnahmsweise großen Rumpf- und Schwanzmuskulatur fortschritt. Beim Menschen ist das starke Gebiß seiner affenähnlichen Vorfahren nicht deswegen schwächer geworden, weil er es nicht gebrauchte, sondern weil die außerordentliche Zunahme des Gehirns korrelativ eine schwächere Ausbildung anderer Organe des Kopfes mit sich brachte». Diese Auffassung, welche in ähnlicher Form schon von Emery und Kennel vertreten wurde, ist irrig. Sie besagt nämlich, daß die rudimentären Organe gar nicht erbliche Bildungen sind, sondern daß ihr niederer Zustand während jeder Ontogenie durch den hemmenden Einfluß gewisser Nachbarorgane hervorgerufen wird. Ware dies richtig, so müßte also der Mikrocephale das starke affenähnliche Gebiß erhalten, denn bei ihm bleibt das Gehirn so klein, daß es auf die Kiefer nicht störend einwirken kann; und er müßte bewegliche Ohren besitzen, denn neuerdings sieht Ziegler (1907, S. 10) auch das Rudimentärwerden der Ohrmuskeln als eine Folge »der hohen Entwicklung des Gehirns und der großen Ausdehnung der Schädelkapsel« an. Die Nagetiere müßten wieder ihre Eckzähne erhalten, wenn einmal zufällig die Schneidezähne pathologisch verkümmern. Aber das ist keineswegs der Fall. Rudimentäre Organe sind genau so erblich wie normale Organe, und wurde einmal ein schwanz- und bartenloser Wal geboren werden, so würde er ganz sicher deshalb doch nicht mit Hinterbeinen und mit Zähnen versehen sein. Gegen Ziegler spricht ferner die Tatsache, daß oft genug Rückbildungen eintreten, ohne daß benachbarte Organe sich vergrößern. Beim Kiwi ist der Flügel (Fig. 80, S. 371) winzig klein geworden und der Kamm des Brustbeins ist verschwunden, ohne daß irgend ein direkt benachbarter Teil zugenommen hätte. Bei *Proteles cristatus* (Fig. 77), dem Erdwolf, einer Art Hyane, die zum Insektenfresser geworden ist, sind die Zahne in Zahl und Größe sehr reduziert, aber kein Teil des Schädels hat sich vergrößert. Bei den Zwergmännchen

der Rädertiere ist das ganze Tier von winziger Größe, und trotzdem sind Mund und After verschwunden, und der Darm fehlt fast vollständig. Endlich läßt sich das schließliche völlige Verschwinden der rudimentären Organe aus der Ontogenie vom Zieglerschen Standpunkt aus nicht verstehen; daß die Vögel z.B. gegenwärtig keine Zahnanlagen mehr bilden, läßt sich nicht daraus erklären, daß die Lippenränder am Schlusse der Ontogenie verhoren, denn die korrelative Wirkung kann nicht vor dem Auftreten des zugehörigen Organs sich zeigen.

c) Semons Versuche über die Schlafbewegung der *Acacia lophanta* liefern meines Erachtens ebenfalls den Beweis, daß erworbene Eigenschaften erblich werden können, wobei angenommen werden darf, daß die Erblichkeit durch Simultanreize erworben wurde. Semon (1905) experimentierte mit Keimpflanzen, die von Anfang an nie dem natürlichen Lichte ausgesetzt wurden. Sie konnten also unmöglich irgendwie von der Tagesperiode, dem zwölfstündigen Wechsel von Tag und Nacht, beeinflußt worden sein. Um die Schlafbewegungen auszulösen, wurde ein 6stündiger oder ein 24stündiger Turnus von elektrischem Glühlicht und von Dunkelheit angewandt. Das zuerst gebildete einfache Fiederblatt zeigt die Variationsbewegungen nicht so gut wie das zweite, doppelt gefiederte Blatt. Unterbricht man nun nach 1—2 Wochen den Turnus und läßt andauernde Helligkeit oder andauernde Dunkelheit folgen, so dauern die Bewegungen trotzdem an, entsprechen aber dem natürlichen 12stündigen Turnus, obwohl die Pflanze nie einem solchen ausgesetzt worden war. Dieser 12stündige Turnus läßt sich auch schon deutlich erkennen während des 6- oder 24stündigen Turnus von Hell und Dunkel, wenngleich er durch diese modifiziert wird. Es ist also zweifellos, daß die Tagesperiode auf diese Pflanze eine erbliche Wirkung ausgeübt hat. Selektion kann hierbei nicht mitgespielt haben, denn die bestimmte Form des Turnus (ob 6-, 12- oder 24stündig) war für die Pflanze belanglos, wenn sie nur die Fähigkeit besaß, bei Belichtung die Fiederblättchen auszubreiten und bei Dunkelheit sie zu schließen. Die Entstehung der Lichtempfindlichkeit kann daher auf die Zuchtwahl zurückgeführt werden, nicht aber die Erblichkeit der Tagesperiode, wie Semon (1907, S. 14) gegen Weismann (1906) überzeugend ausführt hat. Ob nun die Übertragung auf die Keimzellen durch Simul-

tanreize oder durch somatische Induktion erfolgte, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Da aber das Licht zweifellos bis in das Innere der Pflanzengewebe eindringt und der Wechsel von Hell und Dunkel sich also auch hier geltend machen muß, so erscheint mir eine direkte Beeinflussung der Keimzellen am wahrscheinlichsten. Gleichzeitig konnte aber der Reiz auch auf das Soma ausgeübt und von hier zu den Keimzellen weiter geleitet werden, so daß beide Arten der Induktion sich in ihrer Wirkung vereinigten.

Im vorstehenden glaube ich alle die Tatsachen aufgezählt zu haben, welche einwandfrei für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen. Ihre Zahl ist nicht groß, und man könnte ihnen vielleicht jede tiefer greifende Bedeutung absprechen, weil sich darunter keines befindet, welches direkt die Übertragung einer Gebrauchswirkung beweist. Und doch müssen wir meines Erachtens auch diese Möglichkeit zugeben, denn wenn es sicher ist, daß schon die kleinen Veränderungen, welche an einem Organ durch Nichtgebrauch und Nahrungsbeschränkung hervorgerufen werden können, erblich werden im Laufe der Generationen, so müssen die viel intensiveren aktiven Reize des Gebrauchs und der Übung zweifellos ebenfalls auf das Keimplasma einwirken, falls sie nur genügend lange im Laufe der Stammesgeschichte sich wiederholen. Erbliche Wirkung des Nichtgebrauchs involviert eine ebensolche der Übung, die eine ist undenkbar ohne die andre.

**D. Phyletische Prozesse, welche mit großer Wahrscheinlichkeit für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen.**

Es mögen hier noch zwei große Klassen von Tatsachen Berücksichtigung finden, welche indirekt für eine somatische Vererbung sprechen, weil sie sich schwer bloß mittels Selektion erklären lassen, während ihr Verständnis vom Lamarckischen Standpunkt aus keine Schwierigkeiten bereitet: die Koaptationen aktiver Organe und der Parallelismus zwischen Ontogenie und Phylogenie.

**I. Die Koaptationen aktiver Organe** (vgl. S. 209 ff.). Aktive Anpassungen, in denen die Form eines Organs in sinnfälliger Weise für eine bestimmte Art des Gebrauchs eingerichtet ist und daher eine

Folge dieses Gebrauchs zu sein scheint, sind bei Tieren in erstaunlicher Fülle und Mannigfaltigkeit vorhanden und fehlen auch bei Pflanzen (Ranken, Fangeinrichtungen der insektenfressenden Pflanzen) nicht völlig. Sie treten uns entweder als relativ einfache Bildungen entgegen, z. B. in den Backentaschen des Hamsters, den Schwielen der Kamele und dem Muskelmagen des Vogels, oder als komplizierte Koaptationen, in denen viele Elemente in harmonischer Weise zusammenwirken müssen, z. B. in der Hand des Menschen mit ihren verschiedenen Knochen, Muskeln und Nerven, oder beim Vogelskelett mit seiner in allen Teilen sich ausprägenden Anpassung an das Flugvermögen. Die einfachen aktiven Anpassungen lassen sich ohne Schwierigkeit aufblastogene Variationen und auf Selektion zurückführen und mögen daher hier außer Betracht bleiben. Man könnte höchstens auf solche Fälle hinweisen, deren Selektionswert nicht sofort einleuchtet. Leche fand z. B., daß bei *Phacochoerus* Karpalschwielen vorhanden sind, und daß diese auch schon beim Embryo auftreten, also erblich sind und nicht erst dadurch hervorgerufen werden, daß das Tier beim Wühlen in der Erde sich auf die Handwurzel niederläßt. Nun läßt sich darüber streiten, ob diese Hautverdickungen über Sein oder Nichtsein der Art zu entscheiden vermochten und daher im selektionistischen oder lamarckistischen Sinne aufzufassen sind. Ich persönlich neige der letzteren Ansicht zu, halte aber die erstere nicht für widerlegbar.

Anders liegt die Sache bei den komplizierten Koaptationen, von denen wir annehmen müssen, daß sie allmählich entstanden, indem eine große Zahl von Elementen in bestimmter Richtung Schritt für Schritt und häufig gleichzeitig sich veränderten. Ich habe zwar schon oben (S. 219) auseinandergesetzt, daß sich die Koaptationen, rein theoretisch betrachtet, vollständig durch Selektion erklären lassen, ohne Zuhilfenahme einer Erblichkeit funktioneller Änderungen, indem die Annahme einer intensiven Elimination von Individuen keine Schwierigkeiten bereitet; wenn man aber auf Grund der im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen und Schlüsse davon überzeugt ist, daß somatische Veränderungen sich vererben können, so wird man der einfacheren Erklärung den Vorzug geben und dem Prinzip zustimmen, daß die Funktion einen bestimmenden Einfluß auf die phy-

letische Entwicklung der Form aktiver Organe hat. Bleibt doch selbst in diesem Falle die Selektion wirksam, indem sie die individuellen Unterschiede der Gebrauchsresultate vergleicht und nur die besten derselben erhält, nicht zu reden von dem großen Gebiet der passiven Anpassungen, welches sie allein beherrscht. Die Welt der Organismen ist so unendlich kompliziert, daß es mir aussichtslos erscheint, alles durch ein Gesetz zu erklären. Ich stimme dem Satze von Bailey (1896, S. 81) zu: »It is probable that all recent explanations of evolution contain more or less truth, and that one of them may have been the cause of certain developments, whilst others have been equally fundamentally important in other groups of organisms.« Um dem Leser den Gegensatz der Anschauungen klar vor Augen zu führen, erinnere ich an das prägnante Beispiel, welches Cunningham in der Einleitung seiner Übersetzung des Eimerschen Werkes (*Organic Evolution* 1890) zitiert, an die Zunge des Spechts (Fig. 101) mit ihrer komplizierten Muskulatur und ihren bis auf die Schadeldecke hinaufreichenden Zungenhörnern. Liegt es nicht viel naher, daß diese wunderbare Bildung durch den Gebrauch von Generation zu Generation sich vervollkommenete, indem die Kinder auf einer höheren Stufe geboren wurden als die Eltern, als anzunehmen, daß ein Unterschied von  $\frac{1}{2}$  oder 1 mm in der Länge der Zunge über Sein oder Nichtsein entschied! Jene Annahme ist um so einleuchtender, als die Spechtzunge keine besonderen neuen Charaktere im Vergleich mit der gewöhnlichen Vogelzunge aufweist, sondern

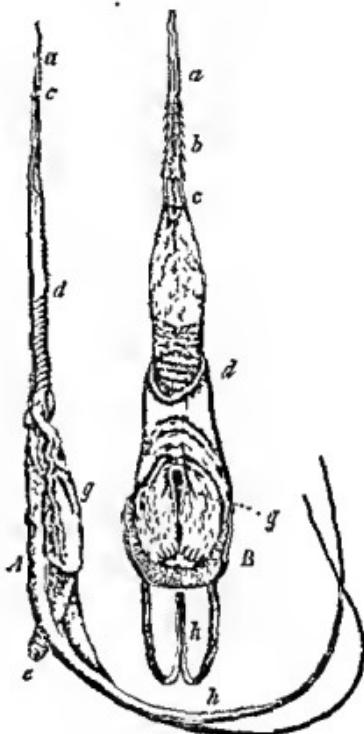


Fig. 101. A Zunge des Schwarzspechts, B des Grünspechts. a, b Widerhaken der Spitze; c Gelenk; c—d rückwärts gerichtete Haken; e Querfalten; f Lufttröhre; g Kehlkopfspalte; h Zungenbeinhörner.  $\frac{1}{2}$  natürl. Größe. Aus Eckstein, Zoologie.

nur eine exzessive Größe gewisser Teile, die durch andauernde Übung hervorgerufen worden sein kann. — Ich erinnere ferner an das schöne Beispiel der Entstehung des Kiemendeckellochs bei *Bombinator*, welches wir Braus (1906) verdanken. Hier bildet sich, wie bei den meisten Kaulquappen, in der Kiemendeckelhaut ein Loch zum Durchtritt der Vorderextremität. Da der Arm von innen gegen die Haut drückt und sie vorwölbt, so könnte man das Loch als eine Druckwirkung ansehen. Dies ist aber nicht der Fall. Denn wenn man auf sehr frühen Stadien die Armanlage entfernt, so unterbleibt die Regeneration des Armes; das Operculum wächst normal weiter und erhält ein kleines Armloch an der Stelle, wo eigentlich der Arm durchbrechen sollte. Das Loch ist also erblich geworden. Wodurch? Durch Selektion solcher Larven, die durch zufällige blastogene Variation an der richtigen Stelle, und zwar zur richtigen Zeit, ein Kiemendeckelloch bekamen, oder durch Vererbung des Druckkreizes? Zweifellos ist die letztere Erklärung die einfachere und natürlichere, zumal eine Neigung zur Bildung von Spalten bei keiner Art am Operculum beobachtet wird.

Gegen diese Argumentation pflegen die Neodarwinisten einzuwenden, daß, wenn das Selektionsprinzip ausreiche, um die passiven Anpassungen zu erklären, es dann auch genüge für die aktiven; sie leugnen also das Bedürfnis eines zweiten Erklärungsprinzips, weil sie einen durchgreifenden Unterschied zwischen aktiven und passiven Anpassungen nicht erkennen. Dieser Einwand hat zunächst etwas Bestechendes, weil er von dem an sich lobenswerten Bestreben ausgeht, die organische Zweckmäßigkeit von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beurteilen, und doch halte ich diesen Versuch für unmöglich, denn es besteht tatsächlich ein Unterschied zwischen aktiven und passiven Anpassungen: die ersten sind ungleich komplizierter als die letzten. Der Leser vergleiche die zahlreichen Beispiele passiver Anpassungen, welche wir oben (S. 24ff.) zusammengestellt haben. Es befindet sich nicht eins darunter, welches sich mit den vielen Koaptationen, die an jedem Wirbeltierskelett zu konstatieren sind, messen läßt. Den höchsten Grad von Komplikation dürften unter den passiven Anpassungen die Mimikryfälle zeigen. Und doch wie roh ist bei strenger Beurteilung die Blattimitation bei einem *Kallima* oder einem *Phyllium*.

Sie erfüllt ihren Zweck, aber doch nur, weil in dem Gewirr der natürlichen Blätter der Feind von vornherein darauf verzichtet, diese echten oder imitierten Blätter genau zu untersuchen, sonst würde er die Unterschiede bald erkennen. Ich verweise auf das S. 219 ff. Gesagte, aus dem schon hervorging, daß die passiven Anpassungen fast alle relativ einfach gebaut sind, und daß die wenigen unter ihnen, welche komplizierter Natur sind (*Kallima*, *Phyllum*) derartig sind, daß ihre Elemente nicht unbedingt in einer bestimmten Reihenfolge oder gleichzeitig aufzutreten brauchten; damit scheiden aber die letzteren aus dem Koaptationsproblem aus. Bei den aktiven aber liegt die Sache anders. Wenn die Hinterextremität eines Säugers ursprünglich nur zum Laufen diente und dann zum Springen umgewandelt wurde, so mußten zahlreiche Knochen des Beckens, der Wirbelsäule, des Armes und des Schultergürtels gleichzeitig oder fast gleichzeitig und auch in harmonischer Reihenfolge abändern und ebenso viele Muskeln und andre Organe. Vom Lamarckschen Standpunkt aus erklärt sich diese komplizierte Kette von Veränderungen ohne Mühe, während selbst der enragierte Selektionist, wenn er an einem Beispiele das Problem praktisch zu analysieren sucht, auf viele Bedenken stoßen wird. Da die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften durch organische Reizleitung aus gewissen Tatsachen erschlossen werden mußte, und da somit auch Gebrauchswirkungen als erblich gelten müssen, so erklärt sich jener Unterschied zwischen aktiven und passiven Anpassungen in einfachster Weise, während er unverständlich bleibt, wenn man nur mit der natürlichen Zuchtwahl rechnet. Der enorme Gegensatz zwischen Tieren und Pflanzen erfährt so eine einfache Deutung. Den Pflanzen fehlen die Muskeln und die Nerven, d. h. diejenigen Gewebe, welche in erster Linie für die aktiven Anpassungen nötig sind, daher sind sie in ihrer phyletischen Entwicklung allein abhängig von den äußeren Faktoren, während das Tier aktiv durch die Art des Gebrauchs auf den Bau seiner Organe einzuwirken vermag und damit zum Teil selbst seine phyletischen Bahnen bestimmt. Die Erblichkeit der Gebrauchswirkungen bedeutet ein enormes Hilfsmittel in der phyletischen Differenzierung und einen gewaltigen Vorsprung der damit ausgerüsteten Lebewesen, d. h. der Tiere gegenüber den Pflanzen, welche sie nur in geringem Maße wegen ihrer

einfacheren Gewebe besitzen können. Die Selektion mußte selbst dazu beitragen, diesen Vorteil zu erhalten und zu steigern, sobald die Variabilität die ersten Anfänge derselben schuf. So betrachtet, sind Selektionismus und Lamarckismus keine unvereinbaren Gegensätze, sondern die Zuchtwahl mußte selbst zur Vervollkommnung dieser eminent nützlichen Fähigkeit, Gebrauchswirkungen zu vererben, beitragen.

2. Parallelismus zwischen Phylogenie und Ontogenie. Bei den vielzelligen Geschöpfen spielen sich im Laufe der Stammesgeschichte zwei Reihen von Veränderungen ab, die somatischen und diejenigen des Keimplasmas. In demselben Maße, wie die Organe aktiv durch veränderte Lebensweise und passiv durch den Wechsel der äußeren Faktoren umgestaltet werden, muß auch die Zusammensetzung des Keimplasmas eine andre werden. Bei Besprechung der rudimentären Organe (S. 369) haben wir gesehen, daß die Rückbildungen bedingt werden durch eine Abkürzung oder auch durch eine Verlangsamung der Ontogenie. Umgekehrt werden komplizierte und wichtige Organe besonders früh angelegt, wie z. B. das Gehirn der Amnioten, das Auge der Vögel. Wie erklärt sich dieser Parallelismus zwischen Phylogenie und Ontogenie? Alle Veränderungen beruhen auf Variabilität und damit direkt oder indirekt auf dem Wechsel der äußeren Faktoren. Nach Ansicht der Weismannschen Schule liegen allen Abänderungen der Ontogenie und damit des fertigen Körpers nur blastogene Variationen zugrunde. Alle somatischen Erwerbungen sind gleichgültig und gehen nicht in den erblichen Bestand über; es existiert kein wirklicher Parallelismus zwischen Veränderungen des fertigen Körpers und des Keimes, sondern es gibt nur zufällige, d. h. in ihren Ursachen nicht näher erkennbare Keimesvariationen, zwischen denen die Zuchtwahl ausliest und die guten erhält und die schädlichen ausmerzt. Gegen diese Auffassung ergeben sich zwei schwere Bedenken. Man denke sich eine Art, die sich in einer Periode erblicher Umgestaltung befindet, etwa ein Wassertier, das zum Landaufenthalt übergeht, oder einen Landsäuger, welcher sich ähnlich wie die Fischottern an das Leben im Wasser anpaßt. Wie erklärt es sich, daß nun gerade zu dieser Zeit eine so außerordentliche Variabilität der Keimplasmaanlagen einsetzt? Die Eier pflegen durch ihre Schale oder durch den Aufenthalt im mütterlichen Körper

vortrefflich gegen die Reize der Außenwelt geschützt zu sein, und die Experimente der Entwicklungsmechaniker zeigen, daß man sie allen möglichen physikalischen und chemischen Einflüssen aussetzen kann, ohne dadurch spezifische Unterschiede hervorzurufen. Ja trotz aller Schikanen, welchen die Eier oder Embryonalstadien unterworfen werden, kleben sie mit großer Zahigkeit an den altererbtent Entwicklungsbahnen. Solche Erfahrungen und Erwägungen sprechen sehr gegen die Ansicht der Neodarwinisten, daß jede ontogenetische und phylogenetische Abänderung blastogenen Ursprungs *sein muß*. — Aber stellen wir uns einmal auf diesen Standpunkt und schreiben wir den Eiern eine sehr hohe Variabilität der Anlagen zu. Dann stoßen wir wieder auf das eben für die aktiven Anpassungen behandelte Koaptationsproblem. Wie erklärt es sich, daß alle diese zahllosen blastogenen Variationen, die bei der Entstehung eines Wales aus einem Landsäuger nötig waren, in der richtigen Reihenfolge und, wo es nötig war, gleichzeitig auftraten, zumal die Reize der Außenwelt doch nur indirekt auf sie einwirken konnten? Diese Schwierigkeiten werden bedeutend herabgesetzt, wenn wir annehmen, daß somatische Veränderungen von genügender Intensität und Dauer erblich sind. Das Soma ist den Reizen der Außenwelt im vollen Maße ausgesetzt, und damit ist eine andauernde Quelle der Variabilität geschaffen, welche durch Vererbung auf das Keimplasma der Keimzellen übertragen wird. Das harmonische Zusammenspiel der Variationen erklärt sich dann so, daß nur solche Organe in erster Linie variieren, welche durch die veränderte Lebensweise beeinflußt werden. Es findet kein schrankenloses Varieren aller Determinanten der Keimzellen statt, sondern diejenigen verändern sich in erster Linie, welche durch die somatische Reizleitung erregt werden. So erleichtert auch in diesem Falle die Lamarcksche Auffassung das Verständnis außerordentlich.

#### IV. Zusammenfassung des Abschnitts über die Vererbung erworbener Eigenschaften und Grenzen derselben.

1. Unter Vererbung einer erworbenen Eigenschaft ist zu verstehen, daß ein neues Merkmal in der ersten Generation somatogenen, in einer oder in mehreren späteren Generationen blastogenen Ursprungs ist. Der Begriff einer solchen Vererbung darf nicht, wie Weismann will, so eingengt

werden, daß er nur die Fälle mit nachweislich somatischer Induktion umfaßt, denn es läßt sich nie sicher entscheiden, ob der Reiz, welcher die Keimzellen veränderte, direkt zu ihnen gelangte oder indirekt durch organische Reizleitung, oder ob beide Möglichkeiten gleichzeitig eintraten. Ebenso ist die Anschauung von O. Hertwig zurückzuweisen, daß jede dauernde Veränderung des Keimplasmas hierher gehört, denn das Problem geht aus von dem Gegensatz zwischen Soma und Keimzellen.

2. Die Protisten sind zur Beurteilung des Problems nicht geeignet, weil man bei ihnen nie wissen kann, ob eine neue Eigenschaft zuerst somatogen, d. h. ohne Mitwirkung des Keimplasmas aufgetreten ist.

3. Bei einer experimentell hervorgerufenen neuen Eigenschaft muß gezeigt werden, daß sie mindestens auch in  $F_2$  wieder aufgetreten ist trotz fehlenden Originalreizes in  $F_1$ , denn eine gleiche Veränderung bei den Eltern und  $F_1$  kann darauf beruhen, daß durch den Reiz das Zytoplasma in den somatischen Geweben der Eltern und in den Keimzellen derselben adäquat modifiziert wurde. Als »neu« hat jede infolge einer Keimplasmaänderung sich zeigende Eigenschaft zu gelten, auch wenn sie atavistischen Charakters ist, weil die eigentliche Natur dieser Änderung nie sicher festzustellen ist. Soll aus phyletischen Vorgängen ein Wahrscheinlichkeitsbeweis zugunsten einer Vererbung erworbener Eigenschaften geführt werden, so muß gezeigt werden, daß bei ihnen die Selektion keine Rolle gespielt haben kann.

4. Es läßt sich ohne Schwierigkeit vorstellen, daß eine Veränderung des Somas adäquat auf die Keimzellen übertragen wird, wenn man annimmt, daß der Originalreiz zuerst gewisse Determinanten im Soma verändert und dadurch die somatische Reizwirkung hervorruft, und daß diese somatischen Determinanten ihre Erregung weiterleiten zu den entsprechenden Determinanten im Keimplasma. Das ist prinzipiell nicht schwerer vorstellbar als der Gedanke, daß alle erblichen Eigenschaften im Keimplasma irgendwie vorgebildet oder angelegt sind, und daß alle diese Erbfaktoren während der Ontogenie in richtiger Reihenfolge in Tätigkeit treten.

5. Sichere experimentelle Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften liegen auf zwei Gebieten vor: auf dem der adaptiven Wirkung der schwarzen oder gelben Bodenfarbe auf die Fleckung des

Feuersalamanders (Kammerers Versuche) und auf dem der Temperaturreize. Es gehören zu den letzteren die Towerschen Versuche an *Leptinotarsa*-Arten und die Kammererschen Versuche bezüglich der Instinktänderungen von *Alytes*. Hinsichtlich der Towerschen Versuche macht es nichts aus, daß die sensible Periode der Flugelanlagen und der Keimzellen zeitlich nicht zusammenfallen. Die analogen Versuche von Standfuß und Fischer sprechen in demselben Sinne, wie diejenigen Towers, doch läßt sich gegen sie einwenden, daß die  $F_2$  noch nicht beobachtet wurde, und dasselbe gilt für die Instinktänderungen bei *Salamandra maculosa* und *atra*, und für die Umwandlung des *Axolotl* in die kiemenlose Landform.

6. Phyletische Prozesse, welche nur im Sinne einer Vererbung erworbener Eigenschaften gedeutet werden können, sind die Schlafbewegungen von *Acacia*, die Rückbildung des Pigments an der Unterseite der Pleuronectiden und die Rückbildung der rudimentären Organe auf ihren letzten nicht mehr selektionswertigen Stadien. Mit großer Wahrscheinlichkeit sprechen die Koaptationen aktiver Organe und der Parallelismus zwischen Ontogenie und Phylogenie für eine solche Vererbung.

7. Der experimentelle Beweis ist bis jetzt noch nicht gelungen für eine funktionell, durch Gebrauch oder Nichtgebrauch, hervorgerufene Variation. Wird das Problem demnach im Weismannschen Sinne aufgefaßt, so steht der experimentelle Beweis noch aus.

Zum Schluß dieses Abschnitts seien noch die Grenzen einer somatischen Vererbung durch Reizleitung angedeutet, denn nur wer diese kennt, wird begreifen, warum die Weismannsche Auffassung so zahlreiche Anhänger unter unsern bedeutendsten Biologen gewinnen konnte. Bei der somatischen Induktion gelangt offenbar der Reiz nur in sehr abgeschwächtem Grade bis zum Keimplasma, und es müssen daher viele Generationen demselben Reiz nacheinander ausgesetzt werden, bis die Vererbung äußerlich sichtbar wird. Daraus folgt die Unmöglichkeit oder wenigstens die sehr geringe Wahrscheinlichkeit, auf experimentellem Wege den Nachweis einer funktionellen Vererbung zu erbringen. Der Krüppelfuß der Chinesinnen würde ein geeignetes Studienobjekt sein, wenn nicht der gegenteilige Einfluß des normalen väterlichen Fußes (bzw. der zugehörigen Determinante) zu erwarten wäre.

Immerhin müßte an einem großen Material festgestellt werden, ob nicht eine Tendenz zur erblichen Verkrüppelung nachzuweisen ist. Ferner muß der Reiz eine genügende Stärke haben, um überhaupt von irgend einem Teil des Soma bis zu den Keimzellen vorzudringen. Vermutlich werden die Blattgallen niemals vererbt, weil sie diese Bedingung nicht erfüllen. Kammerer erbrachte, wie wir oben sahen, den interessanten Nachweis, daß beim Feuersalamander die künstlich erzeugte *taeniata*-Rasse die Fähigkeit hat, ein implantiertes Ovar zu beeinflussen, während freilebende *taeniata*-Individuen es nicht können. — Zahlreiche Tatsachen lehren, daß Amputationen von Organen oder von Organstücken (abgeschnittene Schwänze, kapierte Ohren, Beschneidung u. dgl.) niemals erbliche Folgen haben. Auch dies ist leicht zu verstehen, denn wenn die somatischen Determinanten entfernt werden, können sie nicht mehr einen Erregungszustand zu den korrespondierenden Anlagen der Keimzellen weiterleiten, geschweige diese letzteren vernichten, und dies müßte doch zunächst geschehen, um die Wiederkehr des entfernten Organs in der nächsten Generation zu verhindern. Selbst eine Vererbung der Narbe kann nicht erwartet werden, solange diese Wiederkehr stattfindet, denn die Stelle der Narbe ist ja schon von dem Organ präokkupiert. Es ist daher nicht richtig, wenn viele Biologen sich Weismann angelassen haben wegen der Nichtvererbung von Verstümmelungen. — Was die Vererbung psychischer Eindrücke anbetrifft, so werden gewiß die meisten Instinkte der niederen Tiere auf blastogenen Variationen beruhen. Aber Weismann scheint mir zu weit zu gehen, wenn er die Möglichkeit der Entstehung eines Instinkts durch Vererbung von Erfahrung leugnet. Weshalb soll nicht der Wanderflug der Vögel dadurch zum angeborenen Trieb geworden sein, daß die allgemeinen Eindrücke der rauen Jahreszeit (Kälte, Futtermangel) erblich wurden. Daß die Muttersprache niemals erblich wird, erklärt sich aus ihrer großen Kompliziertheit. Dagegen besitzt der Mensch manche Instinkte (Furcht beim Anblick eines Toten oder eines Gewitters), die sehr wohl auf vererbter Erfahrung beruhen könnten. Diese Frage nach der Erblichkeit oder Nichterblichkeit psychischer Eindrücke ist zurzeit noch zu wenig erklärt, um mit in die Debatte gezogen werden zu können.

## II. Variabilität.

Das Gebiet der organischen Variabilität ist so außerordentlich groß, daß es später in einem besonderen Bande dieser Serie von Handbüchern der Abstammungslehre geschildert werden soll. Es umfaßt — im Gegensatz zu den Altersunterschieden und zum Polymorphismus, bei denen die verschiedenen Formen regelmäßig vorhanden sind — die unregelmäßig und nicht überall auftretenden Abweichungen vom Typus der Art. Um den Leser aber wenigstens rasch zu orientieren, lasse ich hier dieselbe Übersicht folgen, welche ich in meinem Leitfaden der Deszendenztheorie (1913) gegeben habe und verweise gleichzeitig auf diejenigen Seiten dieses Buches, auf denen weitere Ausführungen gegeben wurden.

### Übersicht der Variationen.

Die Variationen werden eingeteilt nach 2 Hauptgesichtspunkten (Erblichkeit und Charakter); innerhalb jeder Kategorie sind 9 Untergruppen zu unterscheiden.

#### A. Erblichkeit bzw. Nichterblichkeit.

1. Erbliche Variation = Mutation, Blastovariation (über die Vieldeutigkeit des Wortes Mutation s. S. 426).
  - a) Neo- oder Idiomutation = Hinzukommen eines neuen Erbfaktors oder Fortfall (Latenz) eines vorhandenen.
  - b) Amphimutation (Kombinations-, Hybridmutation) = Neukombination von schon vorhandenen Erbinheiten
2. Nichterbliche Variation = Somation oder Modifikation.

- B. Charakter der Variation:
- |                           |   |
|---------------------------|---|
| erblich oder nichterblich | <p>morphologisch: Form, Größe, Struktur, Verteilung, Symmetrie, Zahl u. a.;</p> <p>physiologisch: in den Leistungen eines Organs;</p> <p>psychisch (Instinkt, Intelligenz);</p> <p>ökologisch: in den Lebensgewohnheiten.</p> |
|---------------------------|---|

Die sub A oder sub B zu verzeichnenden Variationen können weiter klassifiziert werden

#### I. nach den Differenzen zwischen ihnen:

- kontinuierliche<sup>1</sup> Variationen = Fluktuationen bei Übergangen und Reihen (s. S. 390);
- diskontinuierliche<sup>1</sup> Variationen = Schritt- oder Sprungvariationen (s. S. 151 ff.).

<sup>1</sup> Die Ausdrücke »kontinuierliche« und »diskontinuierliche« Variabilität werden sehr zum Schaden einer klaren Diskussion häufig noch in einem andern Sinne gebraucht, nämlich mit Bezug auf die Häufigkeit

Hierbei ist zu beachten, daß streng genommen (vgl. S. 90, 151) alle Variationen diskontinuierlicher Natur sind und der Eindruck der Kontinuität nur dadurch hervorgerufen wird, daß die Unterschiede sehr gering sind und eine reihenartige Anordnung der Individuen gestatten. Auf die geringe phyletische Bedeutung der Sprungvariationen wurde S. 176 aufmerksam gemacht.

II. nach der Zahl der von einer Variation in einem Gebiet beobachteten Individuen:

Singularvariation (Aberration, »sport«) bei vereinzelter Auftreten;

Pluralvariation, Varietät, Rasse bei häufigem Auftreten.

III. nach dem Verhältnis zur Gesundheit:

normale Variationen: indifferent oder nützlich; pathologische Variationen: schädlich

für die Arterhaltung; wenn die Variationen nützlich sind, so fragt es sich, ob der Nutzen so groß ist, daß er eine Selektion veranlaßt (s. S. 111 ff.).

des Vorkommens (Frequenzzahlen). Bei kontinuierlicher Verbreitung ist der mittlere Grad (Durchschnitt) der Abweichung am häufigsten, und die Zahl der Individuen nimmt nach der positiven und nach der negativen Seite gleichmäßig ab. Eine solche Art der Individuenverteilung läßt sich ausdrücken durch eine eingipflige Galtonkurve. Bei diskontinuierlicher Verbreitung sind zwei oder mehr Maximalwerte der Häufigkeit vorhanden, und aus ihnen ergibt sich eine zwei- oder mehrgipflige Kurve der Frequenzzahlen. Die männlichen Ohrwürmer (Fig. 32, S. 115) besitzen, wie Bateson (1894, S. 41) gezeigt hat, eine Kneifzange, deren Länge zwischen 2,5—9 mm schwankt. Es lassen sich alle Übergänge zwischen beiden Extremen auffinden, die Variabilität ist also in morphologischer Hinsicht kontinuierlich. Hinsichtlich der Häufigkeit ist sie aber diskontinuierlich, denn Tiere mit einer Zange von 3,5 mm oder einer solchen von 7 mm sind weitaus am zahlreichsten vertreten. Bei der viel umstrittenen Frage, ob die Artbildung kontinuierlich oder diskontinuierlich verläuft, handelt es sich nicht um die Häufigkeit oder Seltenheit, denn diese kann von Ort zu Ort je nach Gunst der Verhältnisse wechseln, sondern es gilt zu entscheiden, ob die Natur stets mit einer fortlaufenden Kette von morphologischen Übergängen arbeitet, oder ob jede neue Abweichung sprungartig auftritt. Bateson und andre Forscher sind sehr im Irrtum, wenn sie aus diskontinuierlicher Frequenz auf diskontinuierliche Evolution schließen. Beide Erscheinungen haben an sich nichts miteinander zu tun. Die Artbildung beginnt zweifellos in den meisten Fällen mit einer kontinuierlichen Kette ähnlicher Variationen, von denen dann eine oder einige immer häufiger auftreten und damit zu den neuen Arten werden.

IV. nach dem Verhältnis zum Menschen:

naturliche Variationen;  
Kulturvariationen oder -rassen, Experimentalformen.

V. nach Vorkommen und Verbreitung:

1. Geographische Formen = Subspezies, welche für ein größeres Gebiet (Provinz, Gebirge, Meer usw.) charakteristisch sind.
2. Lokalformen von beschränkter Verbreitung.
3. Fazielle Formen unter verschiedenen Lebensbedingungen des selben Standorts.
4. Stratigraphische Formen in verschiedenen Erdschichten.

VI nach ihren Ursachen als blastogen bzw. somatogen, wenn sie durch Veränderung des Keimplasmas bzw. der Körperzellen entstanden sind; ferner als endogen bzw. ektogen, wenn innere bzw. äußere Reize sie veranlaßt haben. Die Vitalisten sprechen von autogenen Veränderungen, um damit anzudeuten, daß sie aus eigener, nicht chemisch-physikalischer Gesetzmäßigkeit hervorgegangen sind. Endlich nennt man eine Variation spontan, zufällig, wenn über ihre Ursache nichts bekannt ist.

VII. nach den Richtungen, in denen sich die Variationen, von der Stammform aus gemessen, bewegen, als vielseitig, richtungslos (s. S. 198) gerichtet, wenn sie in der denkbar verschiedensten Weise auftreten. Darwin brauchte hierfür die Bezeichnungen »individuelle« oder »unbestimmte« Variationen. Im Gegensatz hierzu stehen die »bestimmten« (Darwin) (s. S. 102), wenn alle abandernden Individuen nach einer oder nach einigen wenigen Richtungen differieren (= bestimmt gerichtete oder orthogenetische Variabilität von Elmer).

VIII. nach ihrem Verhältnis zur Stammform als progressiv, wenn ein Merkmal hinzukommt, als regressiv, wenn ein solches verloren geht, als degressiv (atavistisch), wenn ein früher vorhandenes wieder auftritt.

IX. nach dem zeitlichen Verhältnis. Plötz bezeichnet alle gleichzeitig vorhandenen Variationen als Konvarianten, alle nacheinander auftretenden als Devarianten.

Im folgenden sollen vier besonders wichtige Fragen der allgemeinen Variabilitätslehre behandelt werden, nämlich

- A. der Gegensatz der Meinungen bezüglich der Ursachen der Variabilität, wie er in der ektogenetisch mechanistischen und der autogenetisch-vitalistischen Auffassung zum Ausdruck kommt;
- B. die bestimmt gerichtete Evolution (Orthoselektion und Orthogenese);

- C. die Tatsachen, welche für eine solche Evolution sprechen;
- D. die Entstehung einer Rasse (Pluralvariation) aus einer Singularvariation.

#### A. Ektogenetische (mechanistische) und autogenetische (vitalistische) Auffassung der Variabilität.

Alle Evolutionsprozesse lassen sich auf eine einfache oder auf eine komplizierte Art morphologischer Veränderungen zurückführen. Die niedere Stufe besteht in der Zunahme oder Abnahme der Strukturen desselben Merkmals, z. B. Zunahme des Pigments, der Zacken beim Hirschgeweih, der Schmelzfalten der Zähne, der Körpergröße oder Abnahme des Pigments, der Behaarung usw. Die höhere Stufe kommt zustande, indem gleichzeitig oder nacheinander dasselbe Organ oder derselbe Körperabschnitt in mehreren Merkmalen sich verändert und dadurch langsam progressiv oder regressiv sich entwickelt, z. B. wenn ein Auge bald an der Retina, bald an der Linse, bald an den Augenmuskeln sich vervollkommenet. Die Abstammungslehre beweist, daß trotz vieler Rückbildungen im einzelnen die Organismen sich im Laufe der Erdgeschichte vervollkommenet und an Reichtum der Strukturen und an Mannigfaltigkeit der Leistungen beständig zugenommen haben. Die organische Evolution wird also beherrscht von einem Progressionsgesetz, und es ist Aufgabe der Biologie, die Ursachen dieses in der Hauptsache geradlinigen, wenn auch in Hunderttausende von selbständigen Bahnen gespaltenen Ansteigens nachzuweisen. Es ergeben sich hier folgende theoretische Gegensätze in der Auffassung.

Die Progression wird bedingt entweder durch

- I. Autogenese, d. h. durch eine Entwicklung, unabhängig von den äußeren oder inneren Faktoren, auf Grund eines übernatürlichen oder wenigstens nicht mit Hilfe der chemischen, physikalischen und psychischen Gesetze analysierbaren Prinzips; diese Auffassung wird als Vitalismus bezeichnet.

oder durch

- II. Ektogenese, d. h. in absoluter Abhängigkeit von den Faktoren der Außenwelt und den konstitutionellen, inneren Faktoren des Organismus. Diese Auffassung der belebten Natur, welche auf

alle metaphysischen Erklärungsprinzipien verzichtet, ist die mechanistische.

Bei der Autogenese ist der Organismus selbst der treibende Faktor in der Evolution. In ihm sollen Kräfte schlummern, die uns zurzeit noch nicht verständlich sind und daher entweder als Ausfluß eines übernatürlichen göttlichen oder wenigstens von den chemisch-physikalischen Kräften prinzipiell verschiedenen vitalistischen Prinzips angesehen werden müssen. Derartige Anschauungen sind von den verschiedensten Biologen geäußert worden, wenngleich nicht immer mit gleicher Präzision. Hierher gehören alle Theorien, welche von »inneren Bildungsgesetzen« ausgehen, wie z. B. Lamarcks Gesetz der Stufenfolge<sup>1</sup> und Nägeli's<sup>2</sup> »Vervollkommnungsprinzip«, welches auch von Askenasy (1872, S. 45) akzeptiert wird. Nägeli ging so weit, zu behaupten, die Tier- und Pflanzenwelt würde sich im wesentlichen auf der Erde ebenso entwickelt haben, auch wenn kein Kampf ums Dasein existierte und die klimatischen und geologischen Umwalzungen sich in ganz anderer Weise vollzogen hatten. Neuerdings ist Spuler (1898, S. 756) für »innere Direktiven« eingetreten, welche die gleichsinnigen Variationen an den Vorder- und Hinterflügeln mancher Schmetterlinge veranlassen sollen. Nach einer Notiz von M. Semper (1899, S. 288) glaubt auch Waagen (Saltrange fossils. I, p. 337 ff., in: Palaontol. Indica ser. 13) auf ein »inneres Gesetz« schließen zu müssen, weil bei *Streptorhynchus*-ähnlichen Brachiopoden unter ganz verschiedenartigen Existenzbedingungen die ursprünglich

<sup>1</sup> Lamarck (1809, S. 67) spricht von einer »Ursache, die unaufhörlich auf die Komplikation der Organisation hinstrebt« und eine kontinuierliche Stufenleiter der Organismen hervorgerufen haben würde, wenn sie nicht durch den Einfluß des Milieus und der Gewohnheiten vielfach unterbrochen worden wäre.

<sup>2</sup> Der »Vervollkommnungstrieb« ruft nach Nägeli die »Organisationsstufen« hervor, innerhalb deren die äußeren Faktoren die Anpassungen bedingen. Wenn es nur äußere Faktoren gäbe, dann würde jede Art auf ihrer einmal erlangten Stufe stehen bleiben: »das Lebermoos wurde beispielsweise nicht zum Gefäßkryptogam, ein Wurm nicht zum Fisch werden können, sondern sie würden ewig Lebermoos und Wurm bleiben«. Ware dagegen nur der Vervollkommnungstrieb vorhanden, so würde sich die Organisation weiter bilden, aber »innerhalb der erlangten Anpassungen«. Bezuglich einer Zurückweisung dieser Ansichten vgl. Kap I, Einwand 4, S. 84—88.

glatte Schale Falten erhält. Korschinsky (1899, S. 276) meint, die Veränderungsfähigkeit der Organismen sei »ihre fundamentale innere, von äußeren Bedingungen unabhängige Eigenschaft.« »Um die Entstehung höherer Formen aus niederen zu erklären, ist es notwendig, in den Organismen eine besondere Tendenz zum Fortschritt anzunehmen.« Auch Jäkel (1902, S. 9) möchte an dem Nägelischen Vervollkommenungstriebe festhalten, jedoch äußere und innere Einwirkungen dabei in Rechnung ziehen. Ich halte alle derartigen Anschauungen für unwissenschaftlich, weil sie auf einem mystischen, nach den Gesetzen der Naturwissenschaften nicht vorstellbaren Prinzip beruhen und daher überhaupt nicht weiter diskutierbar sind, und verweise auf die später folgenden Ausführungen gegen den Vitalismus (Kap. V). Gulick schließt aus der Tatsache, daß verschiedene Spezies von Achatinellen unter scheinbar ganz gleichen äußeren Verhältnissen auf derselben Insel angetroffen werden, daß Isolation per se imstande ist, neue Arten zu erzeugen, was nur möglich wäre, wenn in ihnen ein von der Außenwelt unabhängiges Entwicklungsprinzip herrschte. Ich würde aus den Beobachtungen eher schließen, daß die benachbarten Täler in Klima, Boden und Vegetation doch sich nicht völlig gleichien, oder daß die Arten eine verschiedene Lebensweise angenommen haben und durch »biologische Isolation« (siehe S. 527) umgestaltet worden sind, oder daß die angeblichen Arten nur Amphimutationen (= Mendelsche Kombinationsvariationen) sind, wie ich dies für den ähnlichen Fall der Cerionschnecken in Vgl. S. 455 ausgeführt habe. Wie leicht zu verstehen ist, finden wir autogenetische Entwicklungstheorien namentlich bei solchen Biologen, welche die orthodox-christliche Weltanschauung zu retten versuchen. So betont, um nur ein Beispiel zu nennen, der Jesuit Wasmann an vielen Stellen seiner Schriften, daß »innere Entwicklungsgesetze« die Organismen beherrschen. (Vgl. die von mir [Plate, 1907] herausgegebene Schrift gegen Wasmann.)

Bei der Ektogenese wird jede phyletische Veränderung direkt oder indirekt hervorgerufen durch die Reize der Außenwelt. Die äußeren Faktoren mit ihrem beständigen Wechsel von Energien sind das Primäre und lösen die sekundären Reizantworten der Organismen aus, welche je nach der Konstitution der Art verschieden ausfallen können. Die inneren

konstitutionellen Faktoren sind insofern von größter Wichtigkeit, als sie die Qualität und Quantität der Veränderung bestimmen; daß aber eine solche überhaupt stattfindet, daß der Stein gleichsam ins Rollen kommt, wird bewirkt durch die äußeren Faktoren. Alle Organismen besitzen zwei Eigenschaften, welche es ermöglichen, daß die äußeren Faktoren ein beständiges Ansteigen der Organisation zu bewirken vermögen. Sie besitzen erstens die Fähigkeit der Vererbung, d. h. die einmal an dem Keimplasma bewirkten Veränderungen werden von diesem festgehalten und bleiben bestehen, nachdem der äußere Anlaß derselben erloschen ist, und zweitens kommt ihnen die Gabe zu, aufandauernd oder wiederholt wirkende Reize mit einer allmäßlichen Steigerung der Reizwirkung zu antworten. Diese »akkumulierende« Wirkung der äußeren Faktoren ist schon von Lamarck anerkannt und gewürdigt worden. Haeckel bezeichnet sie als »Gesetz der gehäuften Anpassung« (1866, S. 208), welches besagt: »Alle Organismen erleiden bedeutende und bleibende (chemische, morphologische und physiologische) Abänderungen, wenn eine an sich unbedeutende Veränderung in den Existenzbedingungen lange Zeit hindurch oder zu vielen Malen wiederholt auf sie einwirkt.« Wir bezeichneten dieses »Gesetz« auf S. 145 als »Prinzip der zeitlich gesteigerten Reizwirkung« und haben seine Bedeutung für die Progression erblicher und nichterblicher Eigenschaften ausführlich geschildert. Es gehören hierhin erstens die unmittelbaren Folgen der äußeren Faktoren (Klima, Bodenbeschaffenheit, Art der Nahrung usw.) und zweitens die mittelbaren, indem die Existenzverhältnisse gewisse Organe zu andauerndem Gebrauch bzw. Nichtgebrauch zwingen. So sahen wir (Fig. 98, 99) den Feuersalamander auf schwarzer Unterlage von Generation zu Generation schwarzer, auf gelber progressiv gelber werden. Darwin widmet im 22. Kapitel des »Varianzens« einen besonderen Abschnitt der »akkumulativen Wirkung veränderter Lebensbedingungen.« Wildformen von Tieren und Pflanzen, welche domestiziert werden, bleiben z. B. häufig in den ersten Generationen unverändert und beginnen dann erst lebhaft zu variieren. Er faßt die Ergebnisse in die Worte zusammen (II, S. 309): »es sind gute Beweise dafür vorhanden, daß die Wirkung veränderter Bedingungen sich häuft, so daß zwei, drei und mehr Generationen neuen

Bedingungen ausgesetzt werden müssen, ehe irgend eine Wirkung sichtbar ist. » Hat die Veränderung aber erst einmal begonnen, so setzt sie sich häufig nach Darwin durch Generationen hindurch in derselben Weise fort. »Die Möglichkeit einer beständigen Divergenz beruht auf der jedem Teile oder Organ eigenen Neigung, fortdauernd in derselben Weise zu variieren, in welcher es bereits variiert hat; und daß dies eintritt, wird durch die stetige und allmäßliche Veredelung vieler Tiere und Pflanzen während langer Perioden bewiesen.« In diesen Worten ist das Prinzip einer bestimmt gerichteten Variabilität angedeutet, für welche sich der von Haacke (1893, S. 31) zuerst gebrauchte Ausdruck »Orthogenesis« in den letzten Jahren eingebürgert hat, nachdem Eimer in umfassender, vielfach sogar übertriebener Weise hierfür eingetreten war. Der Grundgedanke war, wie wir gesehen haben, alt, und nur die Bezeichnung neu, fand aber gerade deshalb regen Beifall, weil man irrtümlicherweise hinter dem neuen Wort eine neue Erkenntnis vermutete.

Die Gegensätze zwischen Ektogenese und Autogenese laufen im wesentlichen darauf hinaus, ob die Evolution kausal mechanisch, d. h. aus den als ewig und unabänderlich geltenden Naturgesetzen, erklärbar ist, oder ob hierzu ein supraphysisches, über der Kausalität stehendes Prinzip angenommen werden muß. Diese Gegensätze werden gegenwärtig in der Regel mit den weniger präzisen Worten: Mechanismus und Vitalismus bezeichnet. Sie sind aus der nebenstehenden Gegenüberstellung in ihren Hauptmomenten ersichtlich.

---

Bei Besprechung der vitalistischen Erklärung der Anpassungen (siehe Kap. V) werde ich weiter auf diese Gegensätze eingehen. Aber schon jetzt kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Autogenese zu Folgerungen führt, welche mit dem Geiste der Naturwissenschaften in denkbar schärfstem Widerspruche stehen. Ebensowenig wie man dem Blitz die »Tendenz« oder den »Trieb« zuschreiben kann, in hohe Gegenstände zu fahren, ebensowenig kann man die allmäßliche Zunahme der Komplikation und die Anpassungen durch »Bildungstendenzen« oder »Vervollkommenungstrieb« oder »Entelechie« erklären, denn dadurch wird das unbekannte  $x$  nur verwandelt in ein noch unbekannteres und überhaupt

naturwissenschaftlich nicht analysierbares *y*. Die Autogenese wird auch dadurch nicht annehmbarer, daß man ihr ein ektogenetisches Mäntelchen umhangt, wie Jäkel (1912, S. 9) tut, wenn er an dem Nägelischen Vervollkommnungstrieb festhalten, aber gleichzeitig mit äußeren und inneren Einwirkungen rechnen will, denn wenn jener vorhanden ist, so sind die äußeren Faktoren überflüssig oder mindestens nebensächlich.

#### I. Autogenese (Vitalismus).

1. Die Evolution wird beherrscht von unbekannten metaphysischen Gesetzen und ist unabhängig von der Außenwelt. In jeder Art wirkt eine besondere »Entwicklungs- oder Vervollkommnungstendenz«, eine innere »Zielstrebigkeit«.
2. Die Entwicklungsrichtung ist eine immanente, unabänderliche, die gleichsam einem idealen Ziele zustrebt und sich diesem langsam nähert. Rückbildungen sind nicht ausgeschlossen, indem das Ziel dann gleichsam auf einem Umwege erreicht wird.
3. Die Anpassungen lassen sich nur verstehen unter der Annahme eines über den chemisch-physikalischen Gesetzen stehenden, zurzeit nicht näher analysierbaren höheren Prinzips (Entelechie, Vitalprinzip, Lebenskraft).

#### II. Ektogenese (Mechanismus).

Die Evolution wird hehersucht von den Naturgesetzen. Der Anstoß zur phyletischen Weiterbildung erfolgt durch die Reize der Außenwelt. Verschiedene Arten bzw. Individuen können auf dieselben Reize verschieden reagieren, weil sie eine verschiedene »Konstitution« infolge der differenten phyletischen Vergangenheit ihrer Vorfahren erreicht haben. Die Reize der äußeren Faktoren sind entweder direkte (Klima, Nahrung, Boden u. dgl.) oder indirekte, indem sie die Organe zu starkerem oder schwächerem Gebrauch antreiben.

Die Entwicklungsrichtung ist nicht fest bestimmt, sondern hängt ganz ab von dem Wechsel der äußeren Faktoren. Die ektogene Evolution kann plötzlich still stehen oder eine entgegengesetzte Richtung einschlagen oder sich in mehrere Bahnen spalten.

Zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit sind nur die nachweisbaren, chemisch-physikalischen und eventuell auch die psychischen Energien heranzuziehen, alle supraphysischen Vorstellungen sind abzulehnen.

Bei manchen Forschern ist es zweifelhaft, ob man sie zu den Auto- oder zu den Ektogenetikern rechnen soll, weil nicht klar zu erscheinen ist, welche Rolle nach ihrer Meinung die inneren Faktoren bei der Evolution der Organismen spielen. Innere konstitutionelle Ursachen werden von beiden Heerlagern angenommen, denn es ist klar, daß schon im Ei die spezifische Struktur des Keimplasmas darüber entscheidet, ob die Reizantwort so oder so ausfällt. Ein Lichtstrahl wirkt auf eine Pflanzenzelle

ganz anders wie auf ein Infusor oder auf ein Froschei. Es steht auch fest, daß die Mannigfaltigkeit der äußeren Faktoren gering ist gegenüber der erstaunlichen Verschiedenartigkeit, mit der die Organismen auf sie reagieren, und daß daher die Konstitution, die im Organismus herrschenden »inneren Bedingungen« (Klebs), in erster Linie die Qualität der Veränderung und damit die Evolutionsrichtung bestimmen. Der springende Punkt ist darin zu suchen, daß bei der Autogenese die inneren Faktoren selbständige und unabhängig von der Außenwelt wirken, bei der Ektogenese aber völlig von dieser bedingt werden. Für den Ektogenetiker (Mechanisten) ist die Konstitution des Keimplasmas ausschließlich das historische Produkt der Kette von Reizen, welche auf die Vorfahren der Art eingewirkt haben; für den Autogenetiker (Vitalisten) ist sie die Resultante aus den Einflüssen der Außenwelt und des metaphysischen Vitalprinzips, wobei letzteres in erster Linie entscheidet. Für den Ektogenetiker ist die Evolution eindeutig bestimmt durch die in jedem Moment herrschende energetische Situation, für den Autogenetiker hängt sie nicht nur hiervon, sondern vornehmlich von jener höheren Macht des »inneren Entwicklungsgesetzes« ab. Daher ist z. B. Köllicker als ein Vertreter der Autogenese anzusehen, denn er schreibt (1872, S. 26): »Die Theorie der heterogenen Zeugung (Generatio heterogenea) oder, wie ich sie jetzt nennen will, die Entwicklung aus inneren Ursachen geht davon aus, daß der Entwicklung der gesamten Welt der Organismen, wie der Natur überhaupt, Gesetze zugrunde liegen, welche dieselbe in ganz bestimmter Weise zu immer höherer Entwicklung treiben. .... Nenne man dieses schaffende Prinzip, diese schöpferische Tätigkeit, wie man will, so ist doch sicher, daß dieselbe an beiden Orten mit Notwendigkeit, d. h. in regelrechter Folge von Ursache und Wirkung tätig ist, und ergibt sich somit nicht die geringste Nötigung, bei der Entwicklung der Organismen irgendwelchen äußeren Einwirkungen, heiße man sie Zufall oder sonstwie, eine wesentliche Rolle zuzuschreiben.« Einige Seiten weiter (S. 43) wird zu gegeben, daß die »äußeren Momente« modifizierend auf den Entwicklungsgang eingewirkt haben »und wäre keine Deszendenzhypothese vollkommen, welche nicht auch diese Verhältnisse ins Auge faßte«. In ähnlicher Weise hat auch Nägeli zugestanden, daß neben dem Vervollkommnungstrieb die äußeren Ein-

flusse sich geltend machen und zu nichterblichen »Standortsmodifikationen« und Anpassungen (vgl. S. 501, Anm.) führen, aber jener Trieb beherrscht die Evolution. Dieselbe Auffassung kehrt bei Hamann (1892) wieder. Ebenso vertritt Jensen (1907, S. 52, 98) die Ansicht, daß »die zweifellos existierende, als Vorbedingung einer phyletischen Entwicklung der Organismen unerlässliche fortschreitende Variabilität offenbar nur zu einem geringen Teil auf äußeren Ursachen beruht, sondern . . . vorwiegend innere, in den Organismen selbst gelegene Gründe hat«, und er fügt (S. 208) hinzu, diese fortschreitende Variabilität würde die Urorganismen auch bei ganz konstanten äußeren Verhältnissen immer komplizierter gemacht haben. Diese Satze erinnern sehr an Nägeli und passen wenig zu den monistischen Anschauungen, die der Verfasser sonst in seinem Buche mit Geschick vertritt. Auf andre angebliche Vitalisten (Pauly, Francé, Wolff), welche sich hauptsächlich mit der Erklärung der Anpassungen beschäftigt haben, gehe ich Kap. V, 4 ein. Sie vertreten teilweise durchaus nicht ein metaphysisches Prinzip und sind dann nicht echte Vitalisten.

#### B. Die bestimmt gerichtete Evolution (Orthevolution) und ihre Hauptformen: Orthogenese und Orthoselektion.

Alle phyletischen Untersuchungen sind zu dem Resultat gekommen, daß von einer Stammform nicht zahlreiche Linien ausgehen, sondern immer nur einige, und daß jede einzelne Entwicklungslinie nicht zickzackförmig verläuft, indem sie bald zu höheren Formen ansteigt, bald zu niederen wieder zurück sinkt, sondern im wesentlichen geradlinig fortschreitet. Diese beiden Tatsachen bezeichne ich als bestimmt gerichtete Evolution oder »Orthevolution«. Es fragt sich, wie sie aus den bekannten Variationserscheinungen zu erklären sind. Hier ergeben sich zwei Hauptauffassungen. Die Orthevolution beruht:

i. auf Orthogenese, d. h. die äußeren Faktoren verändern und beeinflussen alle oder fast alle Individuen in der gleichen, von Generation zu Generation sich steigernden, Weise, so daß für die Selektion kein nennenswerter Spielraum ubrig bleibt. Diese Auffassung entspricht in der Hauptsache derjenigen von Lamarck, obwohl auch Darwin mit »bestimmter« Variabilität (s. S. 7, 102) gerechnet hat.

2. auf Orthoselektion, d. h. obwohl die individuellen Variationen vielseitig auftreten und daher die Möglichkeit einer phyletischen Differenzierung nach vielen Richtungen vorliegt, bedeuten doch nur wenige Richtungen einen wirklichen Fortschritt und bleiben erhalten, während alle übrigen zugrunde gehen.

Diese Gegensätze sollen im folgenden weiter erläutert werden. Der Begriff der Orthogenese wird nicht immer einheitlich gefaßt. Manche Forscher identifizieren ihn mit Orthevolution.

Zweitens fassen manche Autoren den Begriff der Orthogenese im autogenetischen Sinne, denn wenn ein »Vervollkommenungsprinzip« existiert, so ist anzunehmen, daß es ganz bestimmte Entwicklungswege festhält. Der Begriff ist in dieser Bedeutung überflüssig und kann nur zu Mißverständnissen führen. Drittens wird der Ausdruck im Sinne einer Ektogenese ohne Mitwirkung der Selektion gebraucht, und nur so ist er meines Erachtens berechtigt, weil er erstens von Eimer (1897), dem gründlichsten und energischsten Vertreter dieser Anschauung, stets im ausgesprochenen Gegensatz zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl verwandt wurde, und weil zweitens die Erkenntnis von Wichtigkeit ist, daß auch ohne das richtende Prinzip der Selektion ein Beharren auf demselben Entwicklungswege in vielen Fällen angenommen werden muß. Orthogenese ist demnach zu definieren als eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Stammesentwicklung ohne Mitwirkung der Selektion.

Bei Eimer vermissen wir eine scharfe Definition des Begriffs der Orthogenese, und doch kann es nicht zweifelhaft sein, daß er sie nicht im Sinne einer innmanenten Entwicklungstendenz auffaßte, sondern nur als Ektogenese. Ich bin im Gespräch mit Fachgenossen mehrfach der Ansicht begegnet, daß Eimers Orthogenese im Grunde genommen doch auf »innere Bildungsgesetze« hinauslaufe und eine Änderung der einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung ausschließe. Man sei also dann zu der Annahme gezwungen, daß eine Spezies sich nicht gleichzeitig in mehrere neue Formen umwandeln könne, sondern immer nur nach einer Richtung vorwärts, auch nicht einmal rückwärts, sich weiter entwickle. Beides ist nicht richtig. Eimer hat derartige Anschauungen nie geäußert, und ich kann mir diesen Irrtum nur daraus erklären, daß

der anfangs von ihm gebrauchte Ausdruck »organisches Wachsen, Organophysis« etwas unklar ist und anzudeuten scheint, daß die treibenden Faktoren im Organismus selbst liegen. Schon die ersten zwei Seiten seiner »Orthogenesis der Schmetterlinge« zeigen auf das deutlichste, daß Eimer nicht einer Autogenese das Wort redet. »Nach meinen Untersuchungen ist das von beständigen äußeren Einflüssen, Klima und Nahrung, auf das Plasma bedingte organische Wachsen (Organophysis), dessen Ausdruck wiederum die bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) ist, die hauptsächlichste Ursache der Transmutation. ... Abgesehen davon, daß die Nagelische Annahme bestimmt gerichteter Entwicklung eine hypothetische, nicht durch Tatsachen bewiesene war, würde der Zoologe, welcher so viel mit Rückbildungen zu tun hat, kaum auf den Gedanken einer dem Organismus innewohnenden, sie nach bestimmten Richtungen umbildenden Neigung zur Vervollkommenung kommen können. Dieser Trieb zur Vervollkommenung auf Grund der Voraussetzung besonderer »innerer Bildungsgesetze« widerspricht aber auch der Annahme äußerer Einflüsse als umgestaltender Ursachen. ... Dagegen sind nach meiner Auffassung eben diese äußeren Einflüsse und von ihnen abhängige physiologische Vorgänge die maßgebenden Faktoren in gleicher Weise für das phyletische Wachsen wie für das individuelle.« Diese Sätze sind so klar, daß sie eine verschiedene Deutung überhaupt nicht zulassen. Mit Eimer stimme ich nur in zwei Punkten nicht überein. Der erste ist mehr nebensachlicher Natur. Eimer rechnet die Wirkungen des Gebrauchs bzw. Nichtgebrauchs nicht mit zu den Folgen äußerer Faktoren, sondern schließt sich Darwin (Var. II, S. 311) an, welcher betont, daß die Wirkungen der Gewohnheit viel weniger von der Natur der äußeren Bedingungen abhängen, als von den »Wachstumsgesetzen«; und doch hat Haeckel (1866, S. 209) sicherlich recht, wenn er sagt, daß keine scharfe Grenze zu ziehen ist zwischen den unmittelbaren Folgen der äußeren Existenzverhältnisse und den mittelbaren, welche durch Gebrauch und Übung erzielt werden. Zweitens pflichte ich Eimer darin nicht bei, daß gegenüber den Einflüssen der äußeren Faktoren die natürliche Selektion bei der Umgestaltung der Lebewesen von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Die tagliche Erfahrung im Menschenleben und an den

Haustieren lehrt, daß Klima, Nahrung und Übung die Individuen sehr verschiedenartig beeinflussen, und daß dadurch Differenzen geschaffen werden, die im Kampf ums Dasein zur Geltung kommen müssen. Henslow verteidigt in seinen zahlreichen Schriften mit großer Energie den Satz, daß veränderte Existenzbedingungen auf alle Individuen einer Art in gleicher Weise einwirken, und schließt daraus: also spielt Selektion keine Rolle. Wenn z. B. die Samen des in und am Wasser lebenden *Ranunculus heterophyllus* in einem Garten ausgesät werden, so sollen sich alle Pflanzen in gleicher Weise umwandeln und nur ganz unbedeutende Differenzen erkennen lassen. Diese Ansicht halte ich nicht für richtig. Gewiß werden die meisten Pflanzen in vielen Punkten gleichartig abändern, aber graduelle Unterschiede werden bleiben. Manche Exemplare werden infolge des Wechsels geschwächt werden und wenige oder keine Samen produzieren, andre sich leicht akklimatisieren usf. Bestimmt gerichtete Variation und Selektion schließen sich nicht aus, sondern können zusammen wirken, denn für die natürliche Zuchtwahl ist es gleichgültig, ob eine bestimmte Abänderung in derselben Richtung wie eine frühere auftritt, diese gleichsam fortsetzt, oder nicht. Sie fragt nur nach dem Nutzen einer Einrichtung, und dieser muß ungleich ausfallen, solange individuelle Differenzen vorliegen. Orthogenese erleichtert sogar in vielen Fällen das Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl, wie ich früher (S. 145) geschildert habe, indem sie die ersten Stadien von Bildungen allmählich auf eine solche Höhe hob, daß sie Selektionswert erreichten. Hutton (1899, S. 7) sagt in dieser Hinsicht ganz mit Recht »a definite variation may be injurious, or it may be indifferent, or it may be useful to its possessor. The first will be checked, the second will be left alone, and the third will be still further developed by natural selection.« Auch Kersten (1901, S. 331) hebt hervor, daß bestimmt gerichtete Variabilität und Selektion kooperieren können. Wenn die Selektion bei der Orthogenese in den Hintergrund tritt, so müssen die individuellen Unterschiede sehr gering sein und jedenfalls nicht die Stufe der Selektionswertigkeit erreichen. Daraus ergibt sich eine andre Definition dieses Begriffs: Orthogenesis ist eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Evolution einer Art, bei der alle Individuen sich im wesentlichen gleich

verändern und daher der Selektion keine Gelegenheit zum Eingreifen geben. Der Begriff umfaßt dieselben Erscheinungen, welche Darwin als »bestimmte Variabilität« (siehe S. 7) oder an andern Stellen, z. B. Var. II, Kap. 23, als »direkte und bestimmte Einwirkung der äußeren Lebensbedingungen« bezeichnete. Der erste Satz (S. 310) desselben lautet: »Unter dem in diesem Kapitel gebrauchten Ausdruck ‚bestimmte Einwirkung‘ meine ich eine Einwirkung solcher Art, daß, wenn viele Individuen derselben Varietät während mehrerer Generationen irgend einer Veränderung in ihren physikalischen Lebensbedingungen ausgesetzt werden, alle oder fast alle Individuen in derselben Weise modifiziert werden. Es würde hierdurch eine neue Subvarietät ohne die Hilfe der Zuchtwahl erzeugt werden.« Darwin erbringt in diesem Kapitel viele Beispiele der verschiedensten Art, welche er auf direkte Wirkung der äußeren Faktoren zurückführt. Erinnert man sich ferner der oben (S. 503 ff.) zitierten Sätze von Darwin über »die akkumulative Wirkung veränderter Lebensbedingungen«, so ersieht man daraus, daß Orthogenesis nur ein neues Wort für eine alte Sache ist. Beispiele gesteigerter Wirkung s. S. 147 ff., Grenze derselben S. 150.

Orthogenese ist unabhängig von dem Problem der Vererbung somatischer Merkmale. Darwin und Eimer waren in dieser Hinsicht Anhänger Lamarcks und nahmen — wie wir im vorigen Abschnitt ausführlich gezeigt haben — mit Recht an, daß die auf das Soma durch Generationen hindurch ausgeübten Reize erblich werden können. Aber mit der Ablehnung dieser Auffassung bleibt die Möglichkeit der Orthogenese bestehen, indem die äußeren Faktoren auf das Ktimplasma einen direkten, im Laufe der Zeit sich verstarkenden Einfluß ausüben können, wenigstens wenn das Merkmal von einem oder einigen wenigen Erbfaktoren abhängt (vgl. S. 354). Man darf also die Orthogenese nicht, wie es vielfach geschicht, als einen integrierenden Bestandteil des Lamarckismus anschen, denn sie verträgt sich vollkommen mit den Anschauungen Weismanns hinsichtlich der Vererbung.

Im Gegensatz zur Orthogenese steht eine andre Art geradliniger Evolution, welche ich »Orthoselektion« nennen will; ich verstehe darunter keine besondere Art der Zuchtwahl, sondern es soll damit nur eine auf der einmal eingeschlagenen Bahn fortschreitende Wirkungsweise

der Zuchtwahl bezeichnet werden. Sie gilt nur für Anpassungen und bedeutet, daß Selektion nach einer bestimmten Richtung durch Generationen hindurch die begünstigten Individuen auswählt, den Rest eliminiert und so langsam die betreffende Anpassung »züchtet«, d. h. von Stufe zu Stufe hebt. Der Gegensatz zwischen Orthogenese und Orthoselektion ist streng genommen nur ein numerischer: bei Orthoselektion wird nur ein Bruchteil der Artgenossen durch die äußeren Faktoren auf eine höhere Stufe gehoben und bleibt deshalb im Kampfe ums Dasein erhalten, die übrigen werden überhaupt nicht verändert oder im ungünstigen Sinne und gehen deshalb zugrunde; bei Orthogenese werden alle Artgenossen im wesentlichen in gleicher Weise durch die Außenwelt oder die Gebrauchswirkungen umgestaltet. Gleichgültig ist dabei, wie viele phyletische Bahnen von einer Stammform ausgehen und wie lang jede einzelne ist oder wieviel Seitenäste sie abgibt. Entscheidend ist immer, wie die geradlinige Evolution zustande kam, daß sie geradlinig ist, ist selbstverständlich.

Der Gegensatz zwischen Orthogenese und Orthoselektion ist bis jetzt meines Wissens noch nicht scharf genug präzisiert worden, und daraus erklären sich manche irrtümliche Behauptungen. Ich verweise hier auf das, was ich früher (1902) gegen die Jäkelsche (1902) Auffassung der Orthogenese bemerkt habe. Im speziellen Falle ist es oft schwer, festzustellen, ob Orthogenese oder Orthoselektion vorliegt. Die Anhänger von Weismann und Wallace werden die Entwicklung des Pferdefußes auf Orthoselektion zurückführen, während ich mich auf die Seite der Lamarckianer stelle und darin eine orthogenetische Gebrauchswirkung sehe, was nicht ausschließt, daß gleichzeitig Orthoselektion mitgewirkt hat. Die schließliche Rückbildung rudimentärer Organe bis zum völligen Schwund kann nur auf Orthogenese zurückgeführt werden. Umgekehrt können komplizierte Anpassungen, z. B. das Auge oder das Gehörorgan eines Wirbeltiers oder die Zeichnung eines Blattschmetterlings, unmöglich durch ektogene Orthogenese, lediglich durch den Wechsel der äußeren Faktoren oder durch andauernden Gebrauch geschaffen worden sein (vgl. den XI. Einwand, S. 207 ff.). Hier sind wir wieder auf Orthoselektion angewiesen, denn die Reize der Außenwelt halten keine bestimmte Richtung ein und können daher auch nicht

irgend eine komplizierte Einrichtung langsam von Stufe zu Stufe vervollkommen haben, ganz abgesehen davon, daß dieselbe klimatische Veränderung, welche auf die verschiedensten Arten gleichzeitig einwirkte, unmöglich bei jeder Spezies die gerade erwünschte Verbesserung bewirken konnte. Wie weit andauernder Gebrauch ein Organ zweckmäßig umzugestalten vermag, läßt sich zurzeit nicht sicher beurteilen, aber zweifellos haben auch die Gebrauchswirkungen ihre Grenzen. Der bloße Lichtreiz vermag einen *Pigmentfleck* nicht zur Bildung einer Linse anzuregen, ebensowenig wie Schallwellen an einem einfachen Labyrinth halbzirkelförmige Kanale hervorrufen können. Ja vielleicht kann man nicht einmal annehmen, daß bloß durch die Schwimmbewegung die Vorderextremität eines Säugers bis zur Walflosse umgestaltet wurde. Ektogene Orthogenese genügt also nicht zur Erklärung komplizierter Anpassungen, sondern sie bedarf zu ihrer Unterstützung der Orthoselektion.

#### C. Die für bestimmt gerichtete Evolution sprechenden Tatsachen.

Obwohl Orthevolution streng genommen eine Selbstverständlichkeit bedeutet, da eine in Zickzacklinien verlaufende Stammesgeschichte einer Art gar nicht denkbar ist, so ist es doch nicht ohne Interesse, diejenigen Gruppen von Tatsachen kennen zu lernen, welche beweisen, daß die Natur eine einmal eingeschlagene Bahn in der Regel durch viele Generationen und Arten hindurch festzuhalten pflegt, daß sie mit Vorliebe dieselben oder ähnliche Variationen innerhalb einer systematischen Gruppe erzeugt, wodurch konvergente Erscheinungen entstehen, und daß bei divergierender Entwicklung von einem Punkt des Stammbaums nur eine beschränkte Zahl von Seitenästen ausläuft. Über den letzteren Punkt sind sich wohl alle Deszendenztheoretiker einig. So zahlreiche Variationen von einer Art bei großem Material nachweisbar sein mögen, so haben wir keinen Grund zur Annahme, daß dadurch die phyletische Entwicklung nach allen denkbaren Richtungen ausstrahlt. Der Grund ist offenbar der, daß immer nur wenige Variationen einen wirklichen Fortschritt bedeuten und daher imstande sind, sich neben dem bestehenden Zustande der Art oder unter Verdrängung desselben sich zu halten. Ein Organismus ist in dieser Hinsicht wie eine Maschine oder wie ein

Kunstwerk, für das viele Möglichkeiten zur Verschlechterung, aber wenige zur Verbesserung gegeben sind. Nachdem ich oben Autoren genannt habe, welche für autogenetische Orthevolution eingetreten sind, seien hier noch einige Namen genannt, die sich für ektogenetische Orthogenese ausgesprochen haben, was natürlich nicht ausschließt, daß manche von ihnen auch das Prinzip der Orthoselektion anerkennen: Darwin, M. Wagner (1868, S. 58), Cope, Scott, Cunningham, Osborn, Headley, Henslow, Emery, Döderlein, Haacke, Neumayr (1889, S. 60, 61), Rosa, Piepers, Eimer, von Linden, Lloyd Morgan und Weismann (in seiner Germinalselektion), Heincke (1898, S. CV), Whitman (1904).

Folgende Tatsachen lassen sich für Orthevolution ins Feld führen, wobei von Fall zu Fall entschieden werden muß, ob sie mit größerer Wahrscheinlichkeit auf Orthogenese oder auf Orthoselektion zu beziehen sind.

I. Die »analogen oder parallelen« Variationen, von denen Darwin (Var. II, S. 395—400) zahlreiche Fälle anführt. Er versteht darunter, daß bei verwandten Arten oder Rassen eine Neigung besteht, gleiche oder ähnliche Abänderungen zu bilden, entweder weil sie eine ähnliche Konstitution haben — Kurzschnäuzigkeit bei Bulldogge, Mops, Niatarind (Fig. 49), vereinzelten Vögeln und Fischen; Albinismus und Melanismus in allen Klassen des Tierreichs; federfüßige Rassen bei Hühnern, Tauben, Kanarienvögeln; Federhauben bei denselben (Fig. 14, 15, S. 53, 54) und andern Vögeln; Wiederkehr derselben Abnormitäten bei Phanerogamen der verschiedensten Familien: Zergewuchs, Hängewuchs, Pyramidenwuchs, Fasciation, gefüllte Blüten, panachierte Blätter u. a. — oder eventuell auf dieselbe gemeinsame Stammform zurückzuschlagen oder ihre Organe in derselben Weise brauchen. Die vergleichende Anatomie erbringt viele Beispiele dafür, daß eine bestimmte Differenzierungsrichtung bei allen Gliedern einer großen Familie beobachtet wird, aber bei den verschiedenen Arten in ungleichem Maße. So die Reduktion der Afterzehen bei den Artiodaktylen, welche bei einigen Gattungen (Giraffe, Kamele, Lamas) schon bis zum völligen Schwund derselben geführt hat. Die oben für die Pulmonaten erwähnte Umbildung des ursprünglich einheitlichen Genitalganges in einen doppelten und schließ-

lich dreiteiligen kehrt auch bei den Ophistobranchiern wieder. Häufig kann aus mechanischen oder physikalischen Gründen eine Vervollkommenung nur durch Umbildung nach einer Richtung hin eintreten und führt dadurch zu konvergenten Veränderungen (Becheraugen erhalten eine Linse; Ausbildung ungleich großer Scheren unter gleichzeitiger Verkürzung des Abdomens bei dekapoden Krebsen; Ähnlichkeit des Herzens bei Krokodilen, Vögeln, Säugern; Plazenta bei *Perameles* unter den Beuteltieren und bei den Placentalia; Verlängerung der Zungenbeinhörner bei Spechten, Kolibris und einigen Tenuirostres, damit die Zunge weit vorgestreckt werden kann; bei verschiedenen Ordnungen der Sauger besteht die Tendenz, die Augen- und Schläfenhöhle durch einen Postorbitalfortsatz des Stirnbeins zu trennen). Nach Ruthven (1910) hat die Schlangengattung *Thamnophis* auf dem Plateau von Mexiko ihren Ursprung genommen und sich von hier aus nach vier Richtungen in vier Gruppen nahverwandter Formen ausgebreitet. Obwohl die Formen jeder Gruppe in die verschiedensten Lebensbedingungen (Wüste, Glasland, Urwald in gemäßigten und tropischen Regionen) eingewandert sind, so haben sie sich doch stets in demselben Sinne verändert, indem sie kleiner geworden sind. In jeder Gruppe leben also die kleinsten Formen am weitesten von Mexiko entfernt. Bei manchen deutschen Hummeln (*Bombus terrestris, soroensis, pratorum, hortorum*) kehren dieselben Variationen wieder, indem die Afterregion weiß, rot oder schwarz, eventuell auch gelb gefärbt ist (Friese - v. Wagner 1910). Für viele Wirbeltiere hat Eimer eine gesetzmäßige Veränderung der Langsbinden zu Flecken und dann zu Querbinden nachgewiesen; Zederbauer (S. B. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., 116, 1907, Abt. I, S. 1927—63) weist auf viele parallele Variationsrichtungen bei Cupressaceen und Juniperaceen hin.

2. Die exzessiven Bildungen, welche häufig weit über die Grenze der Nützlichkeit hinausgehen und dann nur durch Orthogenese zu erklären sind, dokumentieren sehr deutlich das Festhalten an einer einmal eingeschlagenen Entwicklungsbahn: Hauer des Hirschebers (*Babirussa alferus*, Fig. 102), riesige Hörner mancher Wildschafe und Steinböcke; der enorm verlängerte, fast die doppelte Länge des übrigen Körpers erreichende fadendunne Hals des Rüsselkäfers *Apoderus tenuissimus*

Pascoe; die Walgattung *Mesoplodon*, deren Maul nur wenig im Alter geöffnet werden kann, weil jederseits ein Unterkieferzahn den Oberkiefer umgreift; der überlängende Nasenkolben von *Semnopithecus nasicus* wird bei alten ♂ so groß, daß er das Maul verdeckt und erst beim Fressen mit der Hand zur Seite geschoben werden muß. Derartige Hypertrophien waren gewiß häufig die Ursache des Aussterbens mancher Tiere der Vorwelt (Stoßzähne des Mammuts, Geweih des irischen Riesenlhirsches, Eckzähne des *Smilodon neogaeus*, vgl. hierzu den vortrefflichen Aufsatz von Döderlein, 1887).

In andern Fällen bedingt die exzessive Vergrößerung eines Organs eine besonders hohe Leistungsfähigkeit, und dann kann sie auf Ortho-

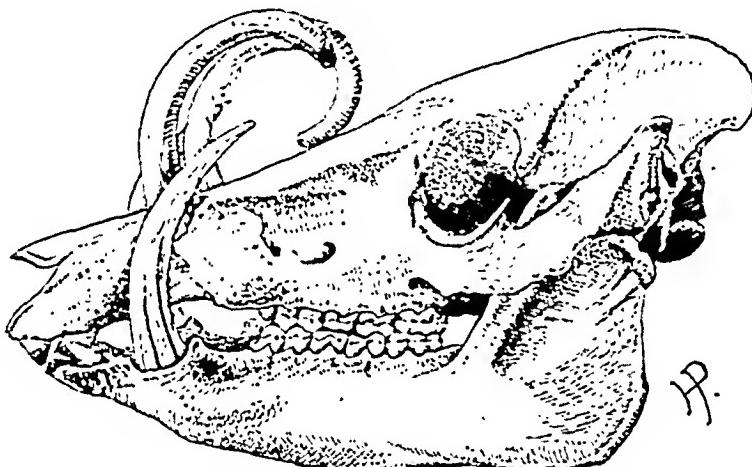


Fig. 102. Schädel des Hirschebers, *Babirussa alfurus*.  $\frac{1}{3}$  natürl. Größe. (Original.)

selektion allein oder in Verbindung mit Orthogenese beruhen. Ich erinnere an die riesigen, ungefähr der halben Stirnbreite gleichkommen- den Augenstiele des Taschenkrebses *Macrocephalus latreillei* Desm. und an die noch längeren des *Podophthalmus vigil* Lam., an die langen Stiel- augen der afrikanischen Fliege *Diopsis*; an die furchtbare Waffe des *Monodon*-Stoßzahns und an die über den ganzen Körper mit langen spitzen Stacheln besetzte japanische Teufelskrabbe *Acantholithus hystrix*; an die enorm lange federartige Schwanzborste des Kopepoden *Calocalanus plumosus* ♂, welche ungefähr fünfmal so lang wie der Körper ist und vielleicht als Schwebemittel dient; endlich an die wunderbar gestalteten Bewohner der Tiefsee, unter denen sich besonders die Fische durch

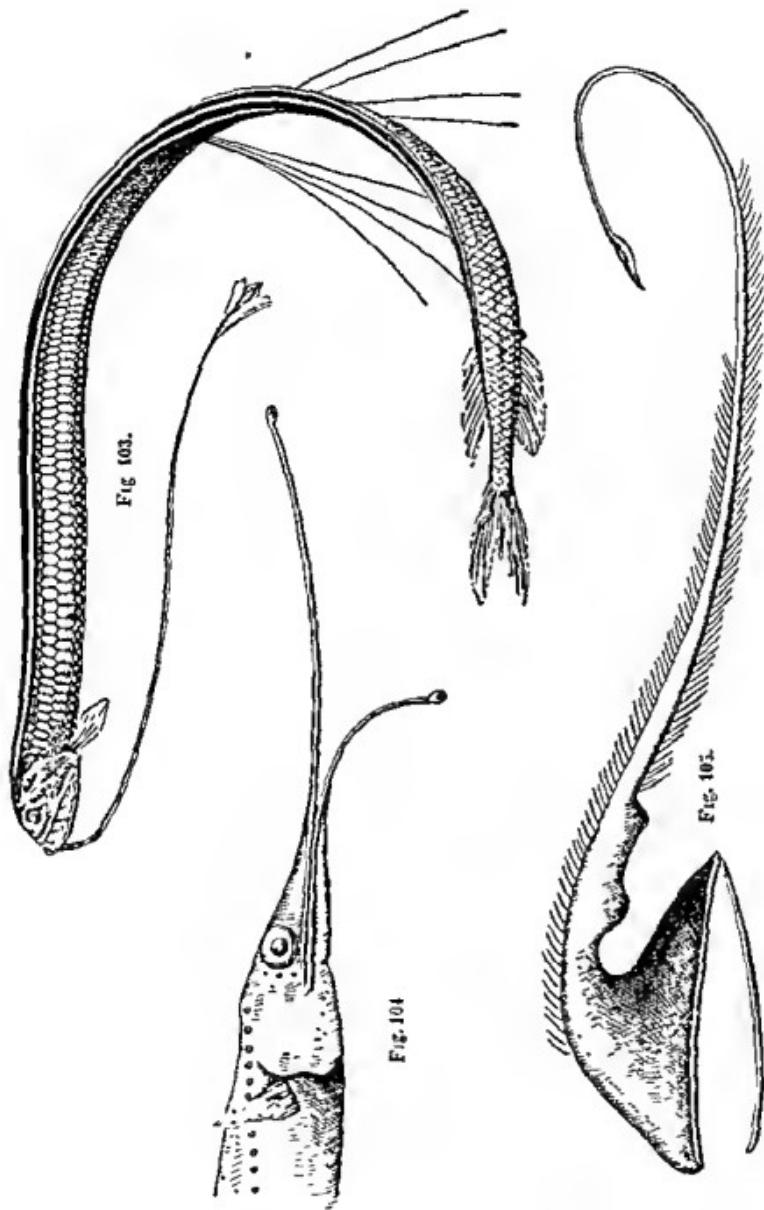


Fig. 103. *Macrostomias longibarbus* Brauer, Golf von Guinea, 1830 m. Ein Leuchtkörper unter dem Auge, 146 Leuchtkörperorgane jedersseit in der lateralen und 179 in der ventralen Reihe.  $\frac{2}{3}$  naturl. Größe.

Fig. 104. *Labichthys longigaster* (= *Arotinna infant*). Kopf. Ostafrik. Küste, 1668 m, etwas vergrößert

Fig. 105. *Megalopharynx longijugulus* Brauer, Golf von Guinea, 3500 m. Naturl. Größe.  
Alle 3 Figuren aus A. Brauer, Tiefseefische der Valdivia-Expedition I.

exzessiv entwickelte Organe auszeichnen. Ich lasse hier drei Abbildungen folgen, welche der schönen Monographie von Brauer über das Material der Valdivia-Expedition entnommen sind: Fig. 103, *Macrostomias longibarbus* Brauer aus dem Golf von Guinea, mit riesigen, zum Tasten

dienenden Klimaboden, welcher mit einem von Tasthaaren umgebenen Leuchtorgan endet; *Fig. 103, Labichthys elongatus*, mit lang ausgezogenen, nach oben und nach unten umgebogenen Klefern, die mit einer knopfförmigen, zähneenträgenden Auschwelzung enden; *Fig. 105*, der bizarre *Megalopharynx longicaudatus* Brauer mit einem enormen Maul und einer Auschwelzung an der Schwanzspitze, die einem Leuchtorgan ähnlich sieht. Alle solche ungewöhnlichen Bildungen könnten wohl nur dadurch zustande kommen, daß durch viele Generationen hindurch die Umwandlung dieselbe Bahn eingeschlagen.

Die Kultursorten der Tiere und Pflanzen besitzen ebenfalls nicht selten Bildungen von abnormaler Größe, von denen sicher ist, daß sie allmählich entstanden sind. Bei den riesigen Kämmen der spanischen und italienischen Füchse (Fig. 14, *a*), oder den Kopfhaaren der Tschauds und Polen (Fig. 14, *b, d*), weiter auch bei den γ-γ, in selteneren Fällen sogar 18 Fuß langen Schwanzfedern der japanischen Phönixföhne (Fig. 106) mag in erster Linie Orthoselektion vorliegen, indem der Mensch die besonders ausgebildeten Exemplare bevorzugte; in andern Fällen, z. B. bei den riesigen Füchsen der Steppenländer, müssen die äußeren Faktoren orthogenetisch gewirkt haben, da die Vergrößerung für den Menschen eher nachteilig war.

3. Die Konstitution, die stoffliche Zusammensetzung des Körpers, wird in vielen Fällen mir ein Abändern mehr wenigen Richtungen gestatten (Eimer 1897, S. 35). Daher sehen wir nicht selten bei Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen, daß die Tüter- und die Kükenformen fast gleich ausfallen. Der Züchter vermögt keineswegs alle gewünschten Formen und Farben zu erzeugen. Es ist noch nie gelungen, eine blaue Malblume, ein Gras mit gefallten Blüten, ein Huhn mit einem Papagelschnabel zu züchten. Ebenso können wir behaupten, daß eine Chorda dorsalis nie bei einem Käfer auftreten kann. Durch die Zugehörigkeit eines Tieres zu einer Gruppe wird die Variabilität desselben in bestimmte Grenzen eingegrenzt, die in vielen speziellen Fällen wohl sehr eng sein werden. Wenn man freilich sieht, welche bizarre Gestalten vorkommen, so wird man den Lebewesen eher eine sehr große als eine geringe Plastizität zuschreiben. Bei hoch und einsitzig in Anpassung an eine besondere Lebensweise differenzierter Organismen



Fig. 106. Japanische Phonixhuhner. (Nach Romanes)

kann die Variabilität auf ein engbegrenztes Gebiet beschränkt sein, aber sie hört deshalb nie auf, und Rosa (1903) ist im Irrtum, wenn er glaubt, es gäbe ein »Gesetz der progressiv reduzierten Variabilität«. Unsre höchstspezialisierten Säuger (Giraffe, Elefant, Wale, Strauße, Kiwi usw.) sind noch sehr variabel. Nur die Breite des Abänderungsspielraums nimmt im Laufe der Evolution ab, aber diese Reduktion führt nicht, wie Rosa behauptet, schließlich zu einem Mangel an Variationen. Vgl. meine Schrift (1904) gegen Rosa. Auch Jensen (1907, S. 236) spricht irrtümlicherweise von einem »Versiegen der fortschreitenden Variabilität aus inneren Gründen«.

4. Durch die Korrelationen, welche jedes Organ mit andern verbinden, wird sein Abänderungsspielraum begrenzt. Um nur ein Beispiel zu erwähnen, so habe ich in dem dritten Teile meiner »Anatomie und Phylogenie der Chitonen« gezeigt, daß die progressive Differenzierung Hand in Hand gegangen ist mit einer Zunahme der Größe, also wohl von verbesserten Ernährungsbedingungen abhängt. Hierdurch wurde die Zahl der Kiemen vermehrt, was wieder korrelativ die Niere, das Blutgefäßsystem und andre Organe beeinflußte. Weitere Einzelheiten über dieses interessante Kapitel findet der Leser in Vbgl. § 68.

5. Die paläontologischen Tatsachen. Überall, wo ein großes Material die Aufstellung eines Stammbaums gestattet, sehen wir eine beschränkte Zahl von Evolutionsrichtungen, welche trotz einzelner Seitenäste im wesentlichen geradlinig verlaufen; so z. B. bei *Planorbis multiformis* (Fig. 43). Siehe hierzu Scott (1894).

6. Die Formenketten rezenter Arten, d. h. wenn mehrere Arten sich so durch Übergänge verbinden lassen, daß sie als eine Evolutionsrichtung aufgefaßt werden müssen. Vgl. hierzu F. und P. Sarsin (1899), welche die hierher gehörige Literatur erwähnen, und meine *Cerion*-Arbeit (1907).

#### D. Die Entwicklung einer Singularvariation zu einer Pluralvariation.

Wenn eine Variation durch den direkten Einfluß der äußeren Faktoren eines lokalen Gebiets — sei es auf das Keimplasma, sei es auf das Soma mit erblicher Nachwirkung — hervorgerufen wird, so wird sie in

der Regel sofort in einer größeren Anzahl von Individuen, also als Pluralvariation auftreten. Diese Tiere werden dann Gelegenheit haben, sich unter sich zu vermehren, so daß sie der Gefahr nicht ausgesetzt sind, durch Kreuzung mit der Stammform unterdrückt zu werden. Sie werden sich also als lokale Varietät zu halten vermögen, namentlich dann, wenn Jahr für Jahr ihre Entstehung unter dem Einfluß derselben Faktoren sich wiederholt.

Sehr viele neue Formen entstehen jedoch nicht in dieser Weise als »direkte oder bestimmte Variationen«, wie Darwin sich ausdrückte, sondern als »spontane oder individuelle« Abänderungen des Keimplasmas, wofür sich der Ausdruck »Mutationen« eingebürgert hat, und solche treten sehr oft nur in wenigen Exemplaren auf. Sie werden nicht Gelegenheit finden, unter sich Reinzucht zu üben, sondern werden sich verteilen unter die vielen Individuen der Stammform, und werden daher mit diesen kopulieren. Werden sie nun durch den verwischenden Einfluß der Kreuzung unterdrückt werden, oder werden sie sich halten können, vorausgesetzt, daß sie dem Kampf ums Dasein ebenso gewachsen sind wie die Stammform?

Wie ich in der Vbgl. § 63 ausgeführt habe und schon vorher von Kranichfeld (1910) auseinandergesetzt wurde, müssen solche vereinzelte Mutanten nach einiger Zeit aussterben, da sie, auch wenn sie dominant sind, hinter der rezessiven Stammform immer in demselben Verhältnis numerisch zurückbleiben, wie dies in  $F_1$  zutage getreten ist (Satz von Hardy 1908). Trat z. B. unter 101 RR-Tieren der Stammform 1 DR-Mutante auf und gehen aus jeder Paarung 4 Nachkommen hervor, so haben wir die Reihe:

$$\begin{aligned} P. \quad & 100 \text{ RR} + 1 \text{ RR} + 1 \text{ DR} = 101 \text{ RR} : 1 \text{ DR} \\ F_1. \quad & 200 \rightarrow + 2 \rightarrow + 2 \rightarrow = 101 \rightarrow 1 \rightarrow \\ F_2. \quad & 400 \rightarrow + 4 \rightarrow + 4 \rightarrow = 101 \rightarrow 1 \rightarrow \text{usw.} \end{aligned}$$

Die DR-Mutante kann also nur dann zu einer Rasse sich emporarbeiten, wenn sie im Kampfe ums Dasein besser gestellt ist. Das ist der Grund, weshalb wir in der freien Natur so oft Mutationen innerhalb einer Art auftreten sehen, ohne daß die Stammform verdrängt wird. Darwin hat immer wieder den »verwischenden Einfluß der Kreuzung« hervorgehoben, dachte dabei aber hauptsächlich an die intermediaire

Vererbung, deren Existenz als fraglich gelten muß. Jener »swamping effect« besteht aber unverkürzt auch bei der alternativen Vererbung.

Im Gegensatz zu Darwin haben einige Forscher behauptet, daß jede Singularvariation im Laufe der Zeit zu einer Pluralvariation werden müsse. Diese Forscher leugnen also den verwischenden und die Gegen-sätze ausgleichenden Effekt der Kreuzung, oder sie verweisen auf ver-einzelte Fälle, wo irgendwelche Abweichungen (Monstrositäten) durch Generationen hindurch immer wieder aufgetreten sind. Daß diese An-sicht nicht richtig ist, geht zur Evidenz aus den Erfahrungen der künst-lichen Züchtung hervor, deren Kardinalbedingungen Reinzucht, Ver-meidung dieses Effekts der Kreuzung ist. Ihren schärfsten Ausdruck hat jene Ansicht gefunden durch Delboeuf (1877), der ein nach ihm genanntes Gesetz aufgestellt hat, welches lautet: »Du moment qu'une cause constante fait varier un type, dans une proportion aussi faible que l'on voudra, les variations finissent par lui disputer victorieusement la place«, oder in andrer Form: Wenn eine Variation bei einer Generation einer Art infolge irgend einer Ursache auftritt, und sei es auch bei noch so wenigen Individuen, so muß sie sich erhalten und schließlich immer zahlreichere Individuen ergreifen, wenn nur die folgenden Generationen sich ebenso verhalten wie die erste. Delbocuf gibt seinem Beweise folgende mathematische Form. In einer Generation von  $n$  Individuen, von denen jedes mit  $A$  bezeichnet wird, trete eine Eigenschaft in ver-stärktem Maße bei einem Individuum ( $= A + 1$ ) und in schwächerem Maße bei einem andern Individuum ( $= A - 1$ ) auf. Dann ist

$$\text{Generation I} = nA + 1(A+1) + 1(A-1).$$

Jedes der  $n$  Tiere erzeugt nun wieder  $n$  gleiche Nachkommen und ein Tier mit verstärkter und eins mit abgeschwächter Eigenschaft. Dann setzt sich die zweite Generation in folgender Weise zusammen:

$$nA \text{ erzeugen} = n \cdot nA + n(A+1) + n(A-1)$$

$$1(A+1) \text{ erzeugt} = n(A+1) + 1A + 1(A+2)$$

$$1(A-1) > = \underline{n(A-1) + 1A + 1(A-2)}$$

$$\text{also Generation II} = n^2A + 2A + 2n(A+1) + 2n(A-1) + 1(A+2) + 1(A-2).$$

Die neuen Eigenschaften  $A + 1$  und  $A - 1$  sind also im Vergleich mit der ersten Generation  $2n$  mal zahlreicher geworden, und dieses Resultat muß von Generation zu Generation zunehmen.

Dieses Gesetz hat die Anerkennung von Giard (1877) und Baron (1890, 1898) gefunden, während Houssay (1892) und Delage (1895) mit Recht darauf hinwiesen, daß es von einer ganz unmöglichen Voraussetzung ausgeht und daher trotz der mathematischen Beweisführung hinfällig ist. Zunächst wiederholen sich solche Singularvariationen durchaus nicht immer in jeder Generation. Und weiter, wenn einmal unter den Geschwistern  $A$  sich eine Form  $A + 1$  befindet, so sind die Nachkommen von  $A + 1$  keineswegs wieder alle oder fast alle  $A + 1$ , sondern die meisten schlagen auf die Stammform zurück, und die Formel für diese Nachkommen fällt dann ganz anders aus als  $n(A + 1) + 1A + 1(A + 2)$ . Man sehe z. B., wie wenig in dem oben (S. 468, Fig. 94) erwähnten Schröderschen Versuch die Nachkommen der melanistischen Stachelbeerspanner ihren Eltern glichen. Delboeuf macht die unmögliche Annahme, daß die »diverses générations propagent suivant les mêmes rapports«, und damit wird das ganze Gesetz wertlos. Da demnach das Delboeufsche Gesetz nicht in der Natur existiert, und da ferner manche Variationen, wie wir oben sahen, rezessiv sind oder dem intermediären Zeatypus bei Kreuzungen folgen, so müssen noch andre Mittel vorhanden sein, durch welche beginnende Divergenz konstant werden und zu der numerischen Stärke einer Varietät (Rasse) anwachsen kann. Es muß in der Natur Mittel geben, durch welche Kreuzungssterilität oder Kreuzungsunmöglichkeit (»Amixie« von Weismann, »segregate breeding« oder »segregation« von Gulick, 1905) zwischen einer entstehenden Varietät und der Stammform bewirkt wird, sonst würde die Minorität sofort wieder von der Majorität absorbiert werden. Die Tragweite solcher Mittel reicht natürlich weit über das Gebiet der Selektionslehre hinaus, denn die neue Varietät braucht die Stammform nicht zu bekämpfen; sie haben ganz allgemein die größte Bedeutung für die Deszendenzlehre, insofern sie verständlich machen, wie eine Varietät neben einer Stammform entstehen, bzw. wie eine Art sich in zwei Arten spalten kann, indem aus einer Paarungsgemeinschaft zwei werden. Wie besonders M. Wagner, Weismann, Gulick und Romanes in ihren Schriften ausgeführt haben, wird in der Natur dieses Ziel erreicht durch

### III. Isolationsmittel,

also auf prinzipiell demselben Wege, den der Züchter einschlägt bei der Erzeugung neuer Abarten. Sie zerfallen in zwei Kategorien, je nachdem eine räumliche Trennung stattfindet oder nicht.

#### A. Geographische oder räumliche Isolation.

Eine Art breitet sich so weit über das ursprüngliche Wohngebiet aus, daß ein Teil der Individuen in veränderte Existenzbedingungen gerät und sich hier zu einer neuen Varietät<sup>1</sup> entwickelt. Daß eine so entstandene geographische Rasse (Lokalform) auf Grund besonderer, ihr allein zukommender, aber der Stammform fehlender Eigentümlichkeiten in das ursprüngliche Wohngebiet zurückwandert und die Stammform verdrängt, scheint nicht vorzukommen und ist auch wohl kaum möglich, weil diese Vorzüge mit der Rückwanderung wieder verschwinden würden. Erst wenn die Differenzen sich so gesteigert haben, daß die Varietät zu einer guten Art geworden ist und damit die betreffenden Vorzüge sich erblich befestigt haben, kann die Rückwanderung und damit eventuell eine Berührung mit der Stammform eintreten. Aber selbst dann tritt der Interspezialkampf sehr häufig nicht ein. Wir sehen, daß *Corvus corone* und *cornix* ungefähr so verbreitet sind, daß jene westlich, diese östlich von der Elbe lebt. An der Berührungsgrenze kommt es häufig zu Bastarden, ein Beweis, daß eine sexuelle Aversion nicht vorliegt, aber diese Bastarde gewinnen nicht an Terrain, was dafür spricht, daß sie im Kampf ums Dasein irgendwie benachteiligt, vielleicht unfruchtbar sind.

Die geographische Isolation kann eine dauernde, vollständige sein, wenn die nahverwandten Formen niemals oder höchstens an den Grenzen ihrer Verbreitungsgebiete zusammentreffen, oder eine periodische, unvollständige, wenn sie sich nur auf die Fortpflanzungszeit erstreckt,

<sup>1</sup> So hat sich z. B. das diluviale europäische Murmeltier *Arctomys primigenius* Kaup am Ende der Eiszeit in zwei Formen gespalten, indem es teils nach Osten sich ausbreitete und zum russischen Steppenmurmeltier, *A. bobac* Pall. wurde, teils dem zurückweichenden Eise auf die Höhen der Alpen folgte und dabei sich in das Alpenmurmeltier, *A. marmotta* L. wandelte (vgl. Hagemann in Mitt. geol. Landesanstalt von Elsaß-Lothringen 6, 1908).

während nach dieser die betreffenden Arten durcheinander vorkommen. Letzteres gilt für manche Fische und Vögel. Von den etwa zwölf bekannten Albatrosarten der südlichen Halbkugel gehören neun oder zehn zum australischen Gebiet und fliegen vielfach durcheinander. Zur Brutzeit aber suchen sie stets getrennte Gebiete auf, und dieser Umstand, vielleicht auch Differenzen in der Nahrung, genügten, um jene Speziesunterschiede heranzubilden. — Es ist leicht einzusehen, daß die Bedeutung der geographischen Isolation für die Artbildung sich nach folgenden drei Verhältnissen richtet. Sie ist erstens um so wirksamer, je mehr sie mit Amixie (Weismann 1872) verbunden ist, d. h. mit der Unmöglichkeit einer Kreuzung zwischen der Stammform und der Varietät. Zweitens ist sie um so wirksamer, je mehr die Lebensbedingungen des neuen Wohngebiets von denen der ursprünglichen Heimat abweichen, also im allgemeinen je weiter die Varietät sich in vertikaler oder in horizontaler Richtung entfernt hat. Drittens je mehr die Art überhaupt zur Variabilität neigt, d. h. je leichter sie auf äußere Reize reagiert. So erklärt es sich, warum Inseln, isolierte Gebirge, abgeschlossene Bergtäler, Wüsten und andre Isolationsgebiete durch einen Reichtum an endemischen Formen ausgezeichnet sind, und wie auch anderseits dieser Einfluß um so größer ist, je geringer die Lokomotionsfähigkeit einer Art ist und je mehr diese daher durch Schwerfälligkeit und Langsamkeit sich selbst isoliert. Aus diesem Grunde neigen vornehmlich Landschnecken auf Inseln zum Zerfall in viele Arten (z. B. über 80 Arten und etwa 200 Subspezies der Gattung *Cerion* [Strophia] auf den Bahama-Inseln, ferner nach Gulick [1905] 2—300 Arten und über 1000 Varietäten von *Achatinella* auf der Sandwichinsel Oahu. Selbst wenn Gulicks Zahlen viel zu hoch gegriffen sind, was nach Borcherding's Untersuchungen sehr wahrscheinlich ist, bleibt die Tatsache eines außerordentlichen Artenreichtums auf dieser in viele isolierte Täler zerklüfteten Insel bestehen).

Gulick ist soweit gegangen, daß Isolation per se zur morphologischen Divergenz führen müsse. Dieser Satz ist offenbar unrichtig. Isolation kann wohl einmal bestehende Unterschiede festhalten, aber nicht neue schaffen und auch nicht die vorhandenen verstärken; es fehlt ihr, wie Headley (1900, S. 178) richtig bemerkte, der «cumulative effect». Der Artenreichtum der Achatinellen auf Oahu erklärt

### III. Isolationsmittel,

also auf prinzipiell demselben Wege, den der Züchter einschlägt bei der Erzeugung neuer Abarten. Sie zerfallen in zwei Kategorien, je nachdem eine räumliche Trennung stattfindet oder nicht.

#### A. Geographische oder räumliche Isolation.

Eine Art breitet sich so weit über das ursprüngliche Wohngebiet aus, daß ein Teil der Individuen in veränderte Existenzbedingungen gerät und sich hier zu einer neuen Varietät<sup>1</sup> entwickelt. Daß eine so entstandene geographische Rasse (Lokalform) auf Grund besonderer, ihr allein zukommender, aber der Stammform fehlender Eigentümlichkeiten in das ursprüngliche Wohngebiet zurückwandert und die Stammform verdrängt, scheint nicht vorzukommen und ist auch wohl kaum möglich, weil diese Vorzüge mit der Rückwanderung wieder verschwinden würden. Erst wenn die Differenzen sich so gesteigert haben, daß die Varietät zu einer guten Art geworden ist und damit die betreffenden Vorzüge sich erblich befestigt haben, kann die Rückwanderung und damit eventuell eine Berührung mit der Stammform eintreten. Aber selbst dann tritt der Interspezialkampf sehr häufig nicht ein. Wir sehen, daß *Corvus corone* und *cornix* ungefähr so verbreitet sind, daß jene westlich, diese östlich von der Elbe lebt. An der Berührungsgrenze kommt es häufig zu Bastarden, ein Beweis, daß eine sexuelle Aversion nicht vorliegt, aber diese Bastarde gewinnen nicht an Terrain, was dafür spricht, daß sie im Kampf ums Dasein irgendwie benachteiligt, vielleicht unfruchtbar sind.

Die geographische Isolation kann eine dauernde, vollständige sein, wenn die nahverwandten Formen niemals oder höchstens an den Grenzen ihrer Verbreitungsgebiete zusammentreffen, oder eine periodische, unvollständige, wenn sie sich nur auf die Fortpflanzungszeit erstreckt,

<sup>1</sup> So hat sich z. B. das diluviale europäische Murmeltier *Arctomys primigenius* Kaup am Ende der Eiszeit in zwei Formen gespalten, indem es teils nach Osten sich ausbreitete und zum russischen Steppenmurmeltier, *A. bobac* Pall. wurde, teils dem zurückweichenden Eise auf die Höhen der Alpen folgte und dabei sich in das Alpenmurmeltier, *A. marmotta* L. umwandelte (vgl. Hagmann in Mitt. geol. Landesanstalt von Elsaß-Lothringen 6, 1908).

a) Ökologische (biologische) Isolation durch Änderung der Lebensweise. Dieses Mittel ist von höchster Bedeutung für die Differenzierung der Arten auf dem Wege der natürlichen Zuehwahl. Die Überproduktion an Individuen zwingt viele Tiere derselben Art zu etwas abweichen den Lebensgewohnheiten. Sie andern in der Wahl der Nahrungsmittel, der Aufenthaltsorte und der Verstecke, in der Zeit der Geschlechtsreife, in den Brutplätzen, in der Ablage der Eier, in der Brutpflege oder in andern Instinkten etwas ab. In vielen Fällen wird damit eine gering fügige lokale Isolation verbunden sein, eine unbedeutende Veränderung des Wohnorts, z. B. durch Wanderung vom Waldrand auf die Wiese oder in das Innere des Forstes, aus trockenen Standorte in einen feuchten, aus niedrigem Gebiet in etwas höheres Terrain. Dadurch ist die Möglichkeit einer gewissen Reinzucht gegeben, und führt diese zu Unterschieden, welche für die Sinne des betreffenden Tieres wahrnehmbar sind (Auge, Nase, Gehör), so kann sich allmählich ein Rassengefühl entwickeln, welches die Vermischung mit der Stammform ausschließt. Es entsteht auf diese Weise eine konstante Varietät, welche aber mit der Stammform zusammen vorkommt, vieles in der Lebensweise mit ihr gemeinsam hat, z. B. mit ihr dieselben Platze aufsucht, denselben klimatischen Schädlichkeiten ausgesetzt ist und von denselben Feinden verfolgt wird. Hat nun eine solche Varietät besondere Schutzmittel, größere Fruchtbarkeit oder andre Vorteile, so kann sie im Kampf ums Dasein günstiger gestellt sein als die Stammform und erhalten bleiben, während diese zugrunde geht, oder auch sie direkt verdrängen, falls nämlich beide Formen noch während einer gewissen Lebensperiode in direkter Konkurrenz miteinander stehen.

Ich will das Gesagte zunächst durch einige fiktive Beispiele erläutern. Von einer Schmetterlingsart seien z. B. 30% der begatteten Weibchen aus Futtermangel gezwungen worden, ihre Eier an eine Pflanze zu legen, welche nicht identisch, aber verwandt ist mit derjenigen, an der sie selbst als Raupen gefressen haben, wie z. B. nach Standfuß *Sphinx nerii* bei uns, wenn er keinen Oleander findet, seine Eier an der dieser Pflanze verwandten *Vinca major* und *minor* absetzt. Die Nachkommen werden unter Umständen freiwillig zu der neuen Ernährungsweise übergehen, denn Pictet (1905) beobachtete, daß die Raupen des

sich zur Genüge aus der vereinigten Wirkung der geographischen und der biologischen Isolation, denn jedes Tal gewährt besondere Existenzbedingungen und zahlreiche Möglichkeiten einer verschiedenen Lebensführung. Dazu kommt, daß vermutlich die Stammform eine Anzahl Erbfaktoren für die Form, Struktur und Farbe der Schale besaß, deren verschiedene Kombinationen später isoliert wurden (vgl. Vbgl. S. 455).

Die geographische Isolation wirkt infolge verschiedener Lebensbedingungen in den meisten Fällen — wenngleich nicht immer — auf die Organisation ein und führt damit zu verminderter Fruchtbarkeit solcher Individuen, welche in den Grenzgebieten etwa zufällig zusammenstoßen sollten. Nach dieser Richtung sind Versuche von Standfuß (1905) von Interesse. Er fand bei einigen Kreuzungen von Lokalrassen mit geringen, aber deutlichen morphologischen Unterschieden (*Dilina tiliae*, ♂ von Zürich, ♀ von Wien, Breslau, Berlin; *Saturnia pavonia*, ♂ von Zürich, ♀ von Dalmatien, Italien; *Epicnaptera ilicifolia*, ♂ von Schlesien, ♀ von Riga) kein Nachlassen der Fruchtbarkeit, aber intermediäre Bastarde, wie sie bei gekreuzten Arten die Regel sind. Wohl aber zeigte sich geringe Nachkommenschaft bei *Spilosoma rustica* ♀ aus Calabrien, Rumänien × var. *mendica* ♂ aus der Schweiz, aus Deutschland und Frankreich; desgleichen bei *Callimorpha dominula* aus Deutschland, Frankreich, Schweiz × var. *persona* aus Toskana, Calabrien. Wir sehen hier sehr deutlich, daß die physiologische Divergenz Hand in Hand geht mit der morphologischen, und daß diese jener vorangeht. Stammart × Varietät zeigen verminderte Fruchtbarkeit, während die Vermehrungsfähigkeit ungeschwächt ist, wenn die morphologischen Unterschiede so gering sind, daß sie noch nicht als Varietäten von den Systematikern angesehen werden.

### B. Isolation auf demselben Wohngebiete.

Ich sehe hier ab von der selektiven Isolation, welche darin besteht, daß von zwei nächstverwandten Formen die eine infolge mangelhafter Organisation völlig ausgemerzt und die andre dadurch isoliert wird, und betrachte nur eine Isolation, bei der beide nebeneinander erhalten bleiben. Sie tritt auf als ökologische (biologische) oder als sexuelle Isolation.

den gleichen Bedingungen leben und möglicherweise in Wettbewerb miteinander treten. — Diese vier Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß erstens biologische Isolation auf demselben Wohngebiet in vielen Fällen per se zu Reinzucht, also zur Bildung neuer Varietäten führen muß, auch ohne daß wir die Entwicklung eines Rassegefühls zu Hilfe nehmen brauchen, und daß zweitens mit der Entstehung einer Varietät der Konkurrenzkampf mit der Stammform nicht immer aufhört, sondern im Gegenteil häufig eine um so scharlere Form annehmen muß, als die Zahl der Wettbewerber um dieselben Güter gestiegen ist. Die Zahl solcher Beispiele ließe sich noch leicht um Hunderte vermehren, denn jeder, der in der heimischen Fauna etwas Bescheid weiß, kennt gut unterschiedene, in demselben Gebiet vorkommende Arten — man denke an *Hydra fusca*, *grisea* und *viridis*, an *Rana fusca* und *arralis*, oder an unsre Sylvien oder an den Baum- und Steinmarder —, die morphologisch sich nur wenig, biologisch aber sehr gut unterscheiden. In den Ostseeprovinzen leben *Lepus europaeus*, der deutsche Hase, und *Lepus timidus* (= *variabilis*) nebeneinander, ersterer mehr auf offenem Terrain und zwischen Feldern, letzterer besonders auf buschigem und bewaldetem Gebiet mit eingestreuten Wiesen. Im südlichen Schweden ist *Lepus europaeus* ausgesetzt worden, und hier kommen nach Lönnberg (1905) auch intermediäre Bastarde vor. Ein gutes Beispiel biologischer Artenbildung gewähren die großen, auf den Galapagosinseln lebenden Eidechsen der Gattung *Amblyrhynchus*. *A. (Conolophus) subcristatus* scheint die Stammform zu sein, denn sie besitzt die gewöhnliche Lebensweise und nährt sich als Landtier von Pflanzen. Der etwas größere *A. cristatus* hingegen geht als einzige bekannte »Meerechse« viellach ins Wasser und frisst Seetang.

Nahverwandte Arten oder Varietäten haben häufig eine verschiedene Brustperiode und sind dadurch vor Vermischung geschützt. So zerfällt der Hering nach Heincke in etwa zwölf Lokalrassen, welche entweder Frühjahrslaicher sind und dann die Küsten australien, oder als Herbstlaicher die mehr im offenen Meer gelegenen Banke frequentieren. Der Karpfen des Bodensees, *Coregonus acronius* Rapp, läuft im September, die kleinere var. *bavarica* Hofer des Ammersees schon im Sommer.

Schwammspinner anfangs nur mit Mühe dazu zu bringen sind, Nußblätter als Nahrung anzunehmen, daß die nächsten Generationen dies aber leicht tun. Frühere Versuche desselben Forschers (1902, 1903) haben gezeigt, daß durch andre Futterpflanzen die Färbung der Flügel erblich beeinflußt werden kann. Besitzt nun die so entstandene Varietät irgendwelche Vorteile, hat sie z. B. eine bessere Schutzfärbung oder ist sie konstitutionell widerstandsfähiger, so kann sie erhalten bleiben, während die Stammform ausstirbt. Ist sie dieser nicht überlegen, so können beide Formen nebeneinander existieren. — Von einer Möwenart, welche in offenen Nestern brütet, nehme ein Teil der Weibchen die Gewohnheit an, in zufällig vorhandenen Erdlöchern und Höhlen zu nisten und gehe schließlich dazu über, nach Art vieler Procellariiden selbst unterirdische Gänge zu graben. Diese Gewohnheit wird auf die Organisation verändernd einwirken. Da die so entstandene Varietät im Wettbewerb um die Nahrung noch mit der Stammform konkurriert, so ist eine Verdrängung der letzteren möglich. Ebenso möglich ist natürlich, daß es nicht zum Intervarietalkampf kommt, sondern daß genügend Nahrung für beide Formen vorhanden ist, so daß schließlich zwei nahverwandte Arten auf demselben Gebiet anstatt einer angetroffen werden. — Von einer Froschart, die auf sumpfigem Terrain lebt, breite sich ein Teil der Tiere infolge zu starker Übervölkerung auf trockene Gebiete aus, und die Folge dieser veränderten Lebensweise sei neben morphologischen Abänderungen eine etwas frühere Laichzeit<sup>1</sup>. Wenngleich Varietät und Stammform dieselben Gewässer zum Absetzen der Eier und zur Paarung aufzusuchen, so ist doch infolge der verschiedenen Brunstzeit eine Vermischung ausgeschlossen. Die Larven aber können in Konkurrenzkampf miteinander treten, aus dem die früher laichende Varietät voraussichtlich als Sieger hervorgehen wird. — Eine im Flachwasser lebende Meeresschnecke breite sich bis in die Gezeitenzone aus. Die so entstehende Varietät wird sich ziemlich rein unter sich kreuzen, da langsam kriechende Tiere während einer Flutzeit nicht allzuweit kommen. Die Larven der Stammform und der Varietät aber werden unter

---

<sup>1</sup> *Rana arvalis* Nils., der Moorfrosch, lebt in Nordeuropa vielfach neben *R. fusca*, paart sich aber 3—4 Wochen später als diese Art.

mindestens sehr zweifelhaften Nutzen der Abänderung für das einzelne Individuum, ist der andre Fall, daß mit der Bildung der neuen Form sich auch die Lebensweise verändert, und die Vertreter dieser neuen Art damit die Konkurrenz mit den früheren Artgenossen aufgeben. Von diesem Ausfall der Konkurrenz hat aber natürlich gerade die alte Art, die angeblich die weniger gut ausgerüstete ist, den größeren Nutzen, indem sie von den gefährlichen Konkurrenten befreit wird, wogegen die neue Art, trotz ihrer besseren Ausrüstung, die neue Konkurrenz unter ihren eignen Artgenossen zur notwendigen Folge hat.« Der Irrtum dieser Satze erhellt aus dem oben Gesagten; um ihn aber noch deutlicher hervortreten zu lassen, wende ich jene Sätze auf das praktische Leben an. Dann würden sie besagen:

1. wenn ein armer Mann sich viel Geld erwirbt und reich wird, so ist das kein Vorteil für ihn, denn er tritt damit nur »in die schärfste Konkurrenz« mit andern Reichen;

2. zwischen Armen und Reichen existiert kein Wettbewerb irgend welcher Art, sie haben keine gemeinsamen Feinde und sind nicht denselben schädigenden Einflüssen ausgesetzt. Exempla docent!

b) **Sexuelle Isolation.** Mit beginnender morphologischer Divergenz kommt es nicht mehr zu fruchtbaren Kreuzungen zwischen der auf demselben Wohngebiet zusammenlebenden Varietät und Stammform, weil folgende Möglichkeiten eintreten:

- a) die Kreuzungen sind wenig fruchtbar und die Bastarde schwachlich;
- b) die Kopulationen haben kein Resultat, weil die Geschlechtsorgane und die Keimzellen nicht zueinander passen;
- c) die geschlechtlichen Neigungen der beiden Formen verhalten sich verschieden, und die Tiere meiden sich infolgedessen;
- d) die eine Form vermehrt sich ausschließlich oder überwiegend durch Selbstbefruchtung oder parthenogenetisch oder ungeschlechtlich.

Die Tatsache, daß zwei nahe verwandte Arten, die künstlich im Zustande der Domestikation sich leicht zur Bastardierung bringen lassen, in der Natur unvermischt nebeneinander bestehen, ist allbekannt, und

Ebensö lassen sich bei der gewöhnlichen Garneele, *Crangon vulgaris*, zwei Rassen unterscheiden, die äußerlich zwar nicht verschieden sind, von denen aber die eine im Frühjahr, die andre im Herbst laicht. G. Smith (Rhizopoda 1906, S. 92) fand von *Orchestia gammarellus* trächtige ♀ im Winter an gewissen Stellen der Küste des Golfs von Neapel, während an andern Stellen die ♀ um diese Jahreszeit keine Eier trugen. Auch an den ♂ ließ sich der Rassenunterschied feststellen, da die Gonaden außerhalb der Brunstzeit zwittrig gebaut sind. Hutton (1897, S. 245) berichtet, daß auf den Kermadec-Inseln zwei Varietäten von *Oestrelata neglecta* vorkommen, welche zusammen leben, aber zu verschiedenen Zeiten brüten. Nach Hagmann (Zool. Jahrb. [Syst.] 24, 1906, S. 315) leben zwei nahverwandte Krokodile im Amazonenstrom nebeneinander. Der größere, dunklere *Caiman niger* hat seine Fortpflanzungszeit im Oktober und November, der kleinere, hellere *C. sclerops* im Mai und Juni.

Ich habe im persönlichen Verkehr mit Fachgenossen öfters die Beobachtung gemacht, daß bei den sogenannten Gegnern des Darwinismus gerade über jene zwei Punkte große Unklarheit herrscht, und dasselbe ergibt sich aus dem Studium der Literatur. So behauptet Dahl (1889, S. 264) irrtümlich: »Es läßt sich nun zeigen, daß eine Trennung von Arten an einem Orte überhaupt nicht möglich war, wenn sich nicht gleichzeitig mit den trennenden Eigenschaften entweder eine Abneigung gegen die Kreuzung oder Unfruchtbarkeit zwischen den abweichenden Formen oder beides zusammen entwickelte.« Ferner schreibt ein im Dienste der Zoologie so vielseitig bewährter Forscher wie Goette (1898, S. 23, 24) folgende total irrite Sätze: »Tritt dagegen bei einigen Individuen derselben Art eine sogenannte nützliche Abänderung auf, wodurch eine bessere Anpassung eines Organs an eine bestimmte Funktion oder ein ganz neues Organ zu derselben Zweck erzielt wird, so liegt die Sache wesentlich anders. Trotz der Abänderung der Organe kann freilich die alte Lebensweise beibehalten werden und daraus ein unmittelbarer Vorteil der abgeänderten Individuen gegenüber den nicht abgeänderten entspringen; er wird aber dadurch für das einzelne Individuum beschränkt oder geradezu aufgehoben, daß nunmehr die gleichgebildeten Angehörigen der in der Bildung begriffenen neuen Art untereinander in die schärfste Konkurrenz treten. Und offenbar häufiger als dieser Fall mit einem

mindestens sehr zweifelhaften Nutzen der Abänderung für das einzelne Individuum, ist der andie Fall, daß mit der Bildung der neuen Form sich auch die Lebensweise verändert, und die Vertreter dieser neuen Art damit die Konkurrenz mit den früheren Artgenossen aufgeben. Von diesem Ausfall der Konkurrenz hat aber natürlich gerade die alte Art, die angeblich die weniger gut ausgerüstete ist, den größeren Nutzen, indem sie von den gefährlichen Konkurrenten befreit wird, wogegen die neue Art, trotz ihrer besseren Ausrüstung, die neue Konkurrenz unter ihren eignen Artgenossen zur notwendigen Folge hat.« Der Irrtum dieser Satz erhellt aus dem oben Gesagten; um ihn aber noch deutlicher hervortreten zu lassen, wende ich jene Satze auf das praktische Leben an. Dann wurden sie besagen:

1. wenn ein armer Mann sich viel Geld erwirbt und reich wird, so ist das kein Vorteil für ihn, denn er tritt damit nur »in die schärfste Konkurrenz« mit andern Reichen;

2. zwischen Armen und Reichen existiert kein Wettbewerb irgend welcher Art, sie haben keine gemeinsamen Feinde und sind nicht denselben schädigenden Einflüssen ausgesetzt. Exempla docent!

b) **Sexuelle Isolation.** Mit beginnender morphologischer Divergenz kommt es nicht mehr zu fruchtbaren Kreuzungen zwischen der auf demselben Wohngebiet zusammenlebenden Varietät und Stammform, weil folgende Möglichkeiten eintreten:

- die Kreuzungen sind wenig fruchtbar und die Bastarde schwach;
- die Kopulationen haben kein Resultat, weil die Geschlechtsorgane und die Keimzellen nicht zueinander passen;
- die geschlechtlichen Neigungen der beiden Formen verhalten sich verschieden, und die Tiere meiden sich infolgedessen;
- die eine Form vermehrt sich ausschließlich oder überwiegend durch Selbstbefruchtung oder parthenogenetisch oder ungeschlechtlich.

Die Tatsache, daß zwei nahe verwandte Arten, die künstlich im Zustande der Domestikation sich leicht zur Bastardierung bringen lassen, in der Natur unvermischt nebeneinander bestehen, ist allbekannt, und

auch darüber sind alle Forscher einig, daß die Beschaffenheit der Zeugungsorgane bzw. -produkte und die Art des Geschlechtslebens hierbei eine Rolle spielen. Die Ansichten gehen jedoch darüber auseinander, in welchem ursächlichen Verhältnis diese Faktoren zueinander stehen. Es lassen sich zwei Hauptrichtungen unterscheiden; die eine erklärt aus der zuerst auftretenden physiologischen Divergenz die nachfolgende morphologische, die andre umgekehrt aus der morphologischen die physiologische.

a) Prinzip der »physiologischen Selektion«: Sterilität entsteht primär, morphologische Divergenz sekundär.

Dies Prinzip ist zuerst von Catchpool (1884, S. 4) klar ausgesprochen worden, daß nämlich »mutual sterility not the result, but the cause of divergence« ist. Etwas später, von 1886 an, hat es einen begeisterten Vertreter in Romanes gefunden und ist von ihm umfassend 1897, Kap. III geschildert worden. Neuerdings hat Hutton (1899, S. 92ff.) dasselbe Prinzip unter dem Namen »progressive infertility« verteidigt. Romanes bleibt freilich in jenem Werke nicht immer konsequent, indem er ab und zu auch zugibt, daß die morphologische Divergenz die physiologische veranlaßt haben oder gleichzeitig mit ihr entstanden sein könnte. Folgende Zitate werden diese Inkonsistenz beweisen. So sagt er (S. 54, 55): »Welchen Ursachen aber auch die nachträglichen morphologischen Abänderungen zugeschrieben werden mögen, der bemerkenswerte Punkt ist immer der, daß sie nach einer allgemeinen Regel aus der physiologischen entspringen. Denn in demselben Grade, in dem solche Unfruchtbarkeit zwischen zwei dasselbe Gebiet bewohnenden Abteilungen einer Spezies einsetzt, ist auch ihre Zucht untereinander verhindert, und daher ist auch für eine nachfolgende Divergenz des Typus Gelegenheit geschaffen, sei es durch den Einfluß der freien Variabilität allein, sei es durch den der natürlichen Auslese, die jetzt mehr oder weniger unabhängig auf jede der beiden für sich abgetrennten Gruppen wirkt.« In demselben Sinne schreibt er S. 61: »Die Theorie der physiologischen Zuchtwahl erklärt diese ganz allgemeine Verkettung [von Unfruchtbarkeit und neuen morphologischen Charakteren] wenigstens für eine große Anzahl von Fällen durch die einfache Annahme, daß im großen und ganzen gerade die physiologische Eigentümlichkeit zu der morpho-

logischen Divergenz führte, indem sie zwischen zwei Abteilungen einer vorher gleichformigen Spezies die Schranke der Sterilität errichtete. « Anderseits behauptet er S. 63 (und ähnlich auch S. 55 u. 64), es mache für diese Theorie keinen wesentlichen Unterschied, »ob in bestimmten Fällen die Kreuzungssterilität vor oder nach irgend einer strukturellen oder andern Modifikation, mit der sie zusammen vorkommt, aufgetreten ist.« Es geht hieraus wohl hervor, daß Romanes selbst sich gescheut hat, die physiologische Selektion auf alle Fälle auszudehnen.

Nach meiner Meinung ist die Theorie unhaltbar, denn es ist Tatsache, daß sehr viele Varietäten (namentlich bei Haustieren) derselben Art und auch einige Arten derselben Gattung, bei Pflanzen sogar in seltenen Fällen Arten verschiedener Genera untereinander fruchtbar sind. In solchen Fällen ist also die morphologische Divergenz vor der physiologischen entstanden. Das Prinzip der »physiologischen Selektion« könnte also bestenfalls nur eine beschränkte Gültigkeit haben. Nähere Erwagungen zeigen aber, daß, selbst wenn Unfruchtbarkeit ohne morphologische Divergenz einmal aus irgendwelchen Gründen zwischen gewissen Individuen vorhanden ist, hieraus keine Spaltung in Varietäten, d. h. in zwei getrennte Paarungsgemeinschaften resultieren kann. Denn angenommen, daß innerhalb einer Spezies, deren Individuen mit *a* bezeichnet werden mögen, einmal ein kleiner Bruchteil ( $1\%$ ) von Tieren ( $= b$ ) auftritt, die nur unter sich fruchtbar sind, so werden die *b*-Individuen, da sie sich äußerlich nicht von *a* unterscheiden, keine Möglichkeit haben, sich gegenseitig zu erkennen. Die meisten von ihnen werden also Paare von der Formel  $a \times b$  bilden, also unfruchtbar sein. Die wenigen Paare  $b \times b$ , welche zufällig zustande kommen, können nicht so viele Nachkommen erzeugen, daß in der zweiten Generation wieder  $1\%$  der Individuen diese physiologische Abart bilden. Es werden weniger als  $1\%$  sein, d. h. diese Abart kann sich nicht der Majorität gegenüber behaupten, sondern verschwindet allmählich wieder. Nimmt man an, daß  $10\%$  die Eigenschaft erlangen, nur unter sich fruchtbar zu sein, so muß dieselbe schon in der dritten Generation erloschen, wie Wallace (1889, S. 182) gezeigt hat, dessen Rechnung ich bestätigen kann. Macht man die noch günstigere Annahme, daß Jahr für Jahr  $10\%$  der Individuen diese Eigenschaft von neuem erlangen, so wird, wie ebenfalls Wallace gezeigt hat,

damit das Verhältnis nur wenig günstiger. Es erhält sich dann nämlich diese physiologische Varietät bei etwas über 11% der Individuen. — Geben wir selbst aber einmal zu, daß auf diese Weise zwei gleich zahlreiche Gruppen von *a*- und *b*-Individuen geschaffen würden, und daß die hierdurch auf die Hälfte herabgesetzte Vermehrungsziffer im Kampf ums Dasein keine nachteiligen Folgen hätte, so wäre immer noch nicht einzusehen, daß durch andauernde Panmixie innerhalb jeder Gruppe zwei verschiedene Durchschnittstypen geschaffen werden könnten. Denn da alle Tiere im wesentlichen gleich gebaut sind, unter denselben äußeren Bedingungen leben und sich auch biologisch nicht verschieden verhalten, so muß, wenn jede Gruppe nur genügend stark ist, der Durchschnitt gleich ausfallen, da die individuellen Unterschiede sich ausgleichen müssen. Das Prinzip der physiologischen Selektion ist also nicht haltbar. Die Tatsachen, welche Hutton (1899, S. 94) zugunsten einer progressiven Unfruchtbarkeit zwischen Varietäten anführt, lassen sich auch in anderer Weise erklären. Es ist richtig, daß verschiedene Varietäten sich oft voneinander getrennt halten, auch bei hinreichender Gelegenheit zur Kreuzung. Beobachtungen an Haustieren machen es aber wahrscheinlich, daß solche Varietäten ein Rassegefühl besitzen und deshalb sich nicht paaren. Daß gut unterschiedene Varietäten oder sogar Arten sich fruchtbar kreuzen, wird namentlich bei Haustieren oder bei andauernder Gefangenschaft beobachtet, weil längerer Verlust der Freiheit leicht ein Schwinden des Rassegefühls zur Folge hat. Aus dem Gesagten läßt sich nur der Schluß ziehen: die Sterilität kann nicht vor, sondern höchstens gleichzeitig, bzw. nach der morphologischen Divergenz sich entwickelt haben. Simultane Entstehung ist sehr unwahrscheinlich (siehe γ), da beide Erscheinungen doch offenbar in einem kausalen Verhältnis zueinander stehen. Es bleibt also nur übrig:

β) Die morphologische Divergenz ist das Primäre; sie beeinflußt sekundär das Geschlechtsleben, so daß die sexuellen Funktionen und Empfindungen sich verändern und zu einer Isolation der beiden Formen führen.

Für die Richtigkeit dieses Satzes spricht die ganz allgemeine Tatsache, daß eine geringe Veränderung aller Organe einschließlich der primären und sekundären Genitalia eintreten kann, ohne daß die Neigung

zu Kreuzungen und die Fruchtbarkeit nachläßt (vgl. S. 526 die Versuche von Standfuß). Ein leichter Grad von Verschiedenartigkeit des Körperbaues erhöht sogar die Vermehrungsziffer (vgl. Darwin, Var. II, Kap. 17), denn Inzucht führt wenigstens bei Wirbeltieren sehr bald zu Unfruchtbarkeit, und hermaphroditische Tiere führen als Regel immer Wechselbefruchtung aus. Die Pflanzen scheinen in dieser Beziehung weniger empfindlich zu sein, denn Fälle andauernder Selbstbefruchtung sind nicht selten. Anderseits hat schon Darwin (Var. II, S. 151) gezeigt, daß manche zwittrige Blüten mit dem eignen Pollen steril sind, und ferner sind bei den dimorphen Blüten von *Primula veris* und den trimorphen von *Lytrum salicaria* gerade die Keimzellen der verschiedenen Blüten besonders fruchtbar. Geht aber die morphologische Divergenz über ein gewisses Maß hinaus, so leidet die »sexuelle Affinität«. Dieses Übergreifen auf die Kreuzungsfähigkeit kann sich in sehr verschiedener Weise und sehr verschieden rasch vollziehen, am schnellsten natürlich dann, wenn Strukturen oder Teile der Genitalorgane selbst sich morphologisch derartig verändern, daß die Kopulation oder die Befruchtung zur Unmöglichkeit wird. Es ist aber zu betonen, daß mit Ausnahme einiger weiter unten zu erwähnender Gruppen die Spaltung in Varietäten und Arten nicht mit der Veränderung der primären Genitalorgane zu beginnen pflegt, sondern an den übrigen Organen des Körpers.

Die sexuelle Isolation kann sich dann nach den folgenden Modi herausbilden.

I. Durch konstitutionelle Schwäche der Bastarde, indem diese geringe Widerstandskraft und Fruchtbarkeit aufweisen. Die Kreuzungen zwischen den beiden Formen, mögen sie Varietäten oder nahverwandte Arten heißen, kommen zwar ohne Schwierigkeit zustande und ergeben auch Nachkommen, aber diese vermögen sich im Kampf ums Dasein nicht zu halten. Zahllose Kreuzungen, die der Mensch bei Tieren und Pflanzen ausgeführt hat, um die ökonomischen Vorteile zweier Formen zu vereinigen, sind aus diesem Grunde resultatlos verlaufen. Dabei scheint, wie das Beispiel des Maultiers und häufige Erfahrungen in zoologischen Gärten beweisen, zuerst am häufigsten nur die Fruchtbarkeit und erst in selteneren Fällen und auf einer späteren Stufe die Körperfunktion zu leiden (vgl. die früher, S. 127 ff., geschilderten Beispiele, welche

damit das Verhältnis nur wenig günstiger. Es erhält sich dann nämlich diese physiologische Varietät bei etwas über 11% der Individuen. — Geben wir selbst aber einmal zu, daß auf diese Weise zwei gleich zahlreiche Gruppen von *a*- und *b*-Individuen geschaffen würden, und daß die hierdurch auf die Hälfte herabgesetzte Vermehrungsziffer im Kampf ums Dasein keine nachteiligen Folgen hätte, so wäre immer noch nicht einzusehen, daß durch andauernde Panmixie innerhalb jeder Gruppe zwei verschiedene Durchschnittstypen geschaffen werden könnten. Denn da alle Tiere im wesentlichen gleich gebaut sind, unter denselben äußeren Bedingungen leben und sich auch biologisch nicht verschieden verhalten, so muß, wenn jede Gruppe nur genügend stark ist, der Durchschnitt gleich ausfallen, da die individuellen Unterschiede sich ausgleichen müssen. Das Prinzip der physiologischen Selektion ist also nicht haltbar. Die Tatsachen, welche Hutton (1899, S. 94) zugunsten einer progressiven Unfruchtbarkeit zwischen Varietäten anführt, lassen sich auch in andrer Weise erklären. Es ist richtig, daß verschiedene Varietäten sich oft von einander getrennt halten, auch bei hinreichender Gelegenheit zur Kreuzung. Beobachtungen an Haustieren machen es aber wahrscheinlich, daß solche Varietäten ein Rassegefühl besitzen und deshalb sich nicht paaren. Daß gut unterschiedene Varietäten oder sogar Arten sich fruchtbar kreuzen, wird namentlich bei Haustieren oder bei andauernder Gefangenschaft beobachtet, weil längerer Verlust der Freiheit leicht ein Schwinden des Rassegefühls zur Folge hat. Aus dem Gesagten läßt sich nur der Schluß ziehen: die Sterilität kann nicht vor, sondern höchstens gleichzeitig, bzw. nach der morphologischen Divergenz sich entwickelt haben. Simultane Entstehung ist sehr unwahrscheinlich (siehe γ), da beide Erscheinungen doch offenbar in einem kausalen Verhältnis zueinander stehen. Es bleibt also nur übrig:

β) Die morphologische Divergenz ist das Primäre; sie beeinflußt sekundär das Geschlechtsleben, so daß die sexuellen Funktionen und Empfindungen sich verändern und zu einer Isolation der beiden Formen führen.

Für die Richtigkeit dieses Satzes spricht die ganz allgemeine Tatsache, daß eine geringe Veränderung aller Organe einschließlich der primären und sekundären Genitalia eintreten kann, ohne daß die Neigung

zu Kreuzungen und die Fruchtbarkeit nachläßt (vgl. S. 526 die Versuche von Standfuß). Ein leichter Grad von Verschiedenartigkeit des Körperbaues erhöht sogar die Vermehrungsziffer (vgl. Darwin, Var. II, Kap. 17), denn Inzucht führt wenigstens bei Wirbeltieren sehr bald zu Unfruchtbarkeit, und hermaphroditische Tiere führen als Regel immer Wechselbefruchtung aus. Die Pflanzen scheinen in dieser Beziehung weniger empfindlich zu sein, denn Fälle andauernder Selbstbefruchtung sind nicht selten. Anderseits hat schon Darwin (Var. II, S. 151) gezeigt, daß manche zwittrige Blüten mit dem eignen Pollen steril sind, und ferner sind bei den dimorphen Blüten von *Primula veris* und den trimorphen von *Lytrum salicaria* gerade die Keimzellen der verschiedenen Blüten besonders fruchtbar. Geht aber die morphologische Divergenz über ein gewisses Maß hinaus, so leidet die »sexuelle Affinität«. Dieses Übergreifen auf die Kreuzungsfähigkeit kann sich in sehr verschiedener Weise und sehr verschieden rasch vollziehen, am schnellsten natürlich dann, wenn Strukturen oder Teile der Genitalorgane selbst sich morphologisch derartig verändern, daß die Kopulation oder die Befruchtung zur Unmöglichkeit wird. Es ist aber zu betonen, daß mit Ausnahme einiger weiter unten zu erwähnender Gruppen die Spaltung in Varietäten und Arten nicht mit der Veränderung der primären Genitalorgane zu beginnen pflegt, sondern an den übrigen Organen des Körpers.

Die sexuelle Isolation kann sich dann nach den folgenden Modi herausbilden.

I. Durch konstitutionelle Schwäche der Bastarde, indem diese geringe Widerstandskraft und Fruchtbarkeit aufweisen. Die Kreuzungen zwischen den beiden Formen, mögen sie Varietäten oder nahverwandte Arten heißen, kommen zwar ohne Schwierigkeit zustande und ergeben auch Nachkommen, aber diese vermögen sich im Kampf ums Dasein nicht zu halten. Zahllose Kreuzungen, die der Mensch bei Tieren und Pflanzen ausgeführt hat, um die ökonomischen Vorteile zweier Formen zu vereinigen, sind aus diesem Grunde resultatlos verlaufen. Dabei scheint, wie das Beispiel des Maultiers und häufige Erfahrungen in zoologischen Gärten beweisen, zuerst am häufigsten nur die Fruchtbarkeit und erst in selteneren Fällen und auf einer späteren Stufe die Körperfunktion zu leiden (vgl. die früher, S. 127 ff., geschilderten Beispiele, welche

die Empfindlichkeit der Keimdrüsen beweisen). In der freien Natur wird es sicherlich ebenso sein. Lang (1904, S. 196) hat gezeigt, daß die Garten- und die Hainschnecke, *Tachea hortensis* und *nemoralis*, in diesem Sinne schon gute Arten sind. Die Bastarde legen wenige Eier, und die Jungen schlüpfen schwer aus und sterben früh ab. Ähnlich verhält es sich vermutlich bei *Corvus cornix* und *corone*, deren Bastarde ja nicht selten sind, sich aber nie zu halten vermögen. Vernon (1903, S. 71 und Philosoph. Transactions 1898 B, S. 511) kreuzte die verschiedenen Farbenvarietäten des Seeigels *Sphaerechinus granularis* und fand, daß die gleichfarbigen Individuen untereinander fruchtbarer waren als die ungleichfarbigen. In dem ausgeprägtesten Falle ergaben die Gleichfarbigen durchschnittlich 98,5% Blastulae und 73% Larven, während die Ungleichfarbigen 68% Blastulae und nur 15,6% Larven lieferten. Bei einer andern Art, *Strongylocentrotus lividus*, waren die Farbenunterschiede weniger ausgesprochen, und es zeigte sich nur eine geringe Differenz in der Fruchtbarkeit. In allen solchen Fällen sind tatsächlich die Varietäten schon voneinander isoliert, trotz der gelegentlichen Kreuzungen. Man kann diese Methode der Formentrennung mit Vernon (1897, S. 181ff.) als Prinzip der »reproduktiven Divergenz« bezeichnen, darf aber nicht vergessen, daß es gerade am Anfang, wo seine Wirksamkeit am meisten not tut, versagt, weil bekanntlich Kreuzungen etwas entfernt stehender Individuen nicht nachteilig sind, sondern im Gegen teil unleugbare Vorteile haben können. Das Prinzip darf also nicht übertrieben werden, es leitet den Isolationsprozeß nicht ein, sondern bringt ihn höchstens zum Abschluß. (Vgl. hierzu die Aufsätze von Jordan in Natural Science 11, 1897, S. 317 und 12, 1898, S. 45, welcher das Prinzip aus andern Gründen bekämpfte, und Vernons Erwiderung ebd. 11, S. 404 und 12, S. 143.)

2. Die Entwicklung eines Rassegefühls (Aversion to sexual union, Lyell, Darwin; selective association, Wallace; preferential mating, Lloyd Morgan; psychische Selektion, Dahl) führt zu gegenseitiger Abneigung der beiden Formen auf Grund von Unterschieden, welche durch die Sinnesorgane wahrgenommen werden. Die Folge ist, daß vornehmlich Tiere mit gleichen Merkmalen sich paaren, was Romanes als »Homogamie« bezeichnet.

Darwin hat viele Beispiele dafür erbracht, daß die höheren Tiere oft ausgesprochene Abneigung zur geschlechtlichen Vereinigung mit einem etwas abweichenden Individuum bekunden. Sie besitzen in sehr vielen Fällen ein Rassegefühl, welches bewirkt, daß nur die Angehörigen derselben Varietät sich paaren. Die hohe Bedeutung desselben für die Isolation einer beginnenden, zuerst nur in wenigen Individuen auftretenden Abart liegt auf der Hand. So berichtet er (Var. II, S. 117), daß auf den Falklandinseln die Rinder sich nach der verschiedenen Färbung zu Herden zusammenfinden, und daß die in den höheren Gebieten lebenden weißen sich 3 Monate früher paaren als die Sorten in den Niederungen. In dem Originalbericht von Humphrey (1813, S. 90) über das Anconschaf findet sich die Angabe: »Es wurde beobachtet, daß die Ancons zusammenhalten und sich vom Rest der Herde separieren, wenn sie mit andern Schafen in dieselbe Hürde gesetzt werden.« Ferner läßt sich in den Gestüten oft beobachten, daß Stuten, obwohl sie rossig sind, trotzdem gewisse Hengste hartnackig abweisen, und bei der Maultierzucht wird oft so verfahren, daß man an die Stute zuerst einen Perdehengst führt, ihr dann die Augen verbindet und dann den Eselhengst springen läßt. Wenn nun schon Haustiere, welche von Jugend an sich an ihre Genossen gewöhnt haben, solche ausgesprochene Neigungen und Abneigungen besitzen, so dürfen wir annehmen, daß sie bei den mehr instinktiv handelnden Tieren in der freien Natur ebenfalls oft vorhanden sind. Diesbezügliche Beobachtungen sind freilich äußerst selten. König (Jahresvers. deutsch. ornithol. Ges. Berlin 1907) hatte auf seiner letzten sechswöchentlichen Reise nach der Bäreninsel Gelegenheit, viele Hunderte von *Uria troile* und *Uria ringvia* auf dem Neste zu sehen, und zwar durcheinander auf demselben Terrain, wobei sich zeigte, daß diese beiden außerst nahe stehenden Formen — *ringvia* besitzt einen weißen Augenring und der Schnabel ist eine Spur länger — nur mit ihresgleichen die Ehe eingehen. Sie werden also offenbar durch ein Rassegefühl vor einer Vermischung bewahrt.

Daß ein solches Rassegefühl auch schon bei wirbellosen Tieren vorkommt, beweist folgende schöne Beobachtung von Standfuß (Handbuch der palaarktischen Großschmetterlinge, 2. Aufl., Jena 1896, S. 107). »Die Männchen der *Callimorpha dominula* L. fanden sich bei zahlreich

ausgesetzten, frisch entwickelten Weibchen der var. *persona* Hb. äußerst spärlich ein, während sie in Menge an die gleichzeitig und nicht weit davon ausgesetzten, ebenfalls frisch entwickelten Weibchen von *dominula* anflogen. « Ebenso konnten die ♂ des Pappelschwärmers nicht durch sechs ♀ der nordafrikanischen Riesenrasse *Smerinthus populi* var. *austauli* Stgr. angelockt werden, wohl aber durch ihre eignen ♀ (Standfuß 1908). Es muß also hier im Duft ein wahrnehmbarer Unterschied zwischen Stammform und Varietät bestehen. In dieser Hinsicht ist folgende Beobachtung von Petersen (1905) von Interesse. Er findet, daß von der Eule (Schmetterling) *Hadena adusta* Esp. in Esthland nebeneinander vorkommen: die Stammform, var. *bathensis*, var. *ballica* und var. *septentrionalis*. Mit Ausnahme von *bathensis* haben alle diese Formen im männlichen Geschlecht dieselbe Valva (Genitalklappe) und zeigen untereinander Übergänge; *bathensis* hingegen bildet nie Übergänge und besitzt auch eine anders gestaltete Valva, doch würde eine Kopulation vom mechanischen Standpunkt immerhin zwischen *bathensis* und den übrigen Formen möglich sein. Wenn nun trotzdem die Zwischenformen fehlen, so folgert Petersen daraus, daß mit der Valva auch der Duftapparat sich korrelativ verändert haben muß. Dieser Schluß ist gewiß sehr wahrscheinlich, immerhin würde zunächst experimentell zu beweisen sein, daß die Isolierung von *bathensis* nicht auf alternativer (mendelnder) Vererbung beruht.

Bei einigen Arten ist die Homogamie in der Form konstatiert worden, daß vornehmlich Individuen gleicher Größe sich paarten. Man darf aber in solchen Fällen nicht ohne weiteren Beweis annehmen, daß die ungleich großen Tiere eine Abneigung gegeneinander empfinden. Für *Leptinotarsa oblongata* konnte Tower (1906, S. 238) eine sehr ausgesprochene Homogamie bezüglich der Größe feststellen, wie aus folgender Tabelle A der Kopulationsprozente hervorgeht, in der die kleinsten Individuen mit 1, die größten mit 10 bezeichnet wurden. Von 100 Tieren der Größe 1 kopulieren also 90 mit gleichgroßen, 6 kopulieren mit Größe 2, 4 mit Größe 3.

Die Tabelle B zeigt, daß die kleinsten und die größten Tiere am seltensten zur Kopula gelangen, offenbar weil sie nicht gleich große Partner finden. Tower schließt aus seinen Beobachtungen, daß die Homogamie

nicht aus besonderer Zuneigung der Gleichgroßen sich erklären, sondern rein mechanisch zustande komme, indem die Kopulationsorgane Ungleichgroßer nicht zueinander paßten. Die Tabelle A zeigt aber, daß ein gewisser Spielraum vorhanden ist: ♂ 8 kann auch mit ♀ 5 und ♀ 9 kopulieren, und wenn es ganz überwiegend ungefähr gleichgroße ♀ aufsucht, so spricht dies eben so sehr für ein Rassegefühl. Dieses existiert aber nur bezüglich der Größe, nicht bezüglich der Farben. Eine Homogamie gleichgroßer Individuen hat Jennings (1911) auch für konjugierende Paramaecien nachgewiesen.

♀	A. Größenklassen der ♂										B. Häufigkeit d. Klassen bei 100 Individuen	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	♂	♀
1	90	10	2								0,5	2
2	6	70	6								1	3
3	4	13	71	13	1						3	4
4		7	12	74	10	5					6	4
5			8	12	76	10	5	1			15	5
6				1	1	11	70	11	2	3	40	12
7					2	13	82	85	6	1	17	38
8						2	2	10	88	3	10	19
9								2	2	6	6	10
10									1	90	1,5	3
										100		100

Wie ein solches Rassegefühl entsteht, ist nn einzelnen wohl kaum festzustellen. Sicherlich fehlt es häufig einzelnen Individuen, wie die in der Natur beobachteten Wildbastarde beweisen — der im südlichen Schweden ausgesetzte *Lepus europaeus* kreuzt sich z. B. auf freiem Felde mit dem dort heimischen *variabilis* — und geht sehr oft in der Gefangenschaft verloren. Bei Vögeln und Säugern kann man annehmen, daß das Bild, die Stimme oder der Geruch der Eltern oder auch der Geschwister des andern Geschlechts sich den jungen Tieren einprägt und durch das Gedächtnis festgehalten wird. Zahlreiche sekundäre Geschlechtsunterschiede finden in diesem Sinne als »Erkennungszeichen«

(recognition marks, Wallace) ihre Erklärung. Bei den meisten Tieren ist aber eine solche Erklärung der Entstehung des Rassegefühls nicht zulässig, weil die Jungen ihre Eltern oder Geschwister nie gesehen haben. Wenn dann keine der andern hier genannten Isolationsmittel zu Hilfe kommen, so sind nur folgende zwei Fälle möglich: entweder das Rassegefühl entsteht als blastogener Instinkt mit der morphologischen Verschiedenheit, dann bleibt die Varietät erhalten, oder sie entsteht nicht, dann geht auch die beginnende Divergenz wieder verloren. Die Entwicklung des Rassegefühls ist die *conditio sine qua non* für letztere und muß daher in der Natur immer mit ihr vorhanden sein. Selbstverständlich hat dies Prinzip nur Bedeutung für Tiere, deren Geschlechter sich gegenseitig aufsuchen, nicht für solche, welche ihre Geschlechtsprodukte einfach in das umgebende Wasser absetzen.

3. Kreuzungsunmöglichkeit aus mechanischen (Mechanische Selektion, Jordan 1896) oder chemischen Gründen. Die morphologische Divergenz kann sich äußern in veränderter Beschaffenheit der Eier, der Eihüllen, des Spermas, der Kopulationsorgane und Klammerapparate (structural isolation, Gulick, 1905, S. 88), so daß eine Befruchtung bzw. Begattung nur zwischen den Angehörigen derselben Rasse möglich ist. Die Entstehung einer Varietät kann ausnahmsweise auch durch Veränderungen in der Gestalt oder der Größe des ganzen Tieres (dimensional isolation, Gulick) verhindert werden, z. B. wenn Zwergformen nur unter sich zu kopulieren vermögen oder wenn zwischen den Individuen einer rechtsgedrehten Schnecke linksgewundene Exemplare auftreten. Bantams können z. B. nach einer von Darwin (Var. II, S. 117) zitierten Autorität ruhig mit großen Hühnerrassen zusammen gelassen werden, weil sie sich nicht paaren. Beim Decken der Pferde müssen die Größenunterschiede zwischen Stute und Hengst oft künstlich ausgeglichen werden, indem man das kleinere Tier auf eine erhöhte Unterlage stellt, weil sonst der Sprung nicht gelingt.

Mehr wie bei irgend einer andern Klasse beruht bei den Insekten die Spaltung in Varietäten und Arten auf Veränderungen des männlichen Kopulationsapparats. Schön Leon Dufour (Annales d. sc. nat. [3] I, 1844, S. 253) erkannte die außerordentliche Vielgestaltigkeit dieser Organe bei den Fliegen und zog sofort daraus den Schluß, daß

sie zur Reinerhaltung der Art diene; viele spätere Untersucher, von denen hier nur v. Hagens (D. entomol. Z. 26, 1882), Escherich (Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1892, S. 225—240), Jordan (1896, 1905), Standfuß (Entomol. Zeitschr. des internat. entomol. Vereins 1903) und Petersen (1903 bis 1905) genannt sein mögen, haben sich dieser Ansicht angeschlossen. Diese paarigen oder unpaaren Greifapparate der männlichen Insekten haben eine löffel-, haken-, oder geweihförmige Gestalt, sind stark chitinisiert, an den Enden oft mit Zähnen und Dornen besetzt und greifen bei der Kopula in entsprechende Vertiefungen oder Gruben des Weibchens, in die sie hineinpassen wie ein Schlüssel in sein Schloß. Sie sind um so komplizierter gebaut, je einfacher der Penis selbst beschaffen ist. Diese Anhänge pflegen sehr konstant und von Art zu Art deutlich verschieden zu sein. Bei Neuropteren, Pseudoneuropteren, Hymenopteren, Lepidopteren und andern Insekten spielen sie daher in der Systematik eine große Rolle und gestatten oft eine sicherere Unterscheidung von Varietäten und Arten als nach der Farbe der Flügel und nach andern Merkmalen. Jordan, welcher diese Organe bei den Schmetterlingen sehr eingehend untersucht hat, kam 1896 zu dem Schluß, daß alle *Papilio*-Arten, und vielleicht überhaupt alle Schmetterlingsarten, an den Paarungsorganen zu unterscheiden seien. Neuerdings (1905) hat er zugegeben, daß Ausnahmen vorkommen, indem von 698 Sphingidenarten 48 hieran nicht zu unterscheiden waren. — Ganz ähnlich wie bei den Insekten liegen die Verhältnisse bei den Spinnen, von denen Dahl (SB. naturforsch. Freunde, Berlin 1901, S. 265) schreibt: »Die Kopulationsorgane sind oft gerade bei nahverwandten Spinnenarten, wenn diese an demselben Orte leben, so verschieden, daß sie das allerwichtigste, bisweilen sogar das einzige brauchbare Unterscheidungsmerkmal abgeben. Bei nahverwandten Spinnenarten mit ähnlichem Kopulationsorgan scheint besonders die große Abneigung die Kreuzung zu verhindern.«

Dieses Prinzip der sexuellen Isolierung durch die Verschiedenartigkeit der Kopulationsorgane darf aber nicht übertrieben werden, denn selbst bei den Insekten sind viele Ausnahmen davon bekannt. Pérez (1894) fand bei verwandten Hymenopterenarten durchaus nicht immer verschiedene Kopulationsorgane. Strohl (1908) bestätigte dies Resul-

tat für *Andrena*, *Halictus* und *Nomada*, während bei *Osmia* die Arten ziemlich gut an jenen Organen zu erkennen sind. *Nomada* schmarotzt bei *Andrena* und hat sich phyletisch aus ihr wahrscheinlich entwickelt, aber trotz dieser doppelten Beziehung, welche eine Verschiedenheit jener Apparate begünstigt haben sollte, sind sie gleich geblieben. Die Formentrennung beginnt also durchaus nicht immer an den äußeren Genitalien, aber sie kann hier zuerst einsetzen.

Wieder in andern Fällen kommt die sexuelle Isolierung dadurch zu stande, daß die Keinzellen der verwandten Formen nicht mehr zueinander passen. Aus mechanischen Gründen vermag von zwei sich nahestehenden Arten die eine die andre zuweilen zu befruchten, während dies umgekehrt nicht möglich ist. Solche Beispiele sind von Tieren und Pflanzen bekannt. Ich erwähne nur, daß nach den Untersuchungen von Pflüger und von Born das Sperma von *Rana fusca* die Eier der andern einheimischen Froscharten befruchtet, weil die Samenfäden einen sehr dünnen und spitzen Kopf haben, welcher leicht in alle Eier eindringt. Umgekehrt wird aber das Ei des braunen Grasfrosches nicht durch Sperma anderer Arten zur Entwicklung gebracht. Da die Geschlechtsorgane sehr oft in hohem Maße korrelativ von andern Organen oder auch von veränderter Lebensweise beeinflußt werden, so kann man annehmen, daß in vielen Fällen die beginnende morphologische Divergenz die »sexuelle Affinität« der Keimstoffe herabsetzt. Auf diese Weise können sowohl Rassen solcher Tiere voneinander isoliert werden, welche kopulieren, als auch von solchen, welche ihre Keinzellen in das umgebende Wasser absetzen (Muscheln, Medusen, Echinodermen, Fische). Die Eier der einen Rasse ziehen die Spermafäden der andern dann nicht mehr an, weil der hierzu nötige chemotaktische Reiz fehlt. Oder es kommt vielleicht noch zu einer Befruchtung, aber diese vollzieht sich so mangelhaft, daß nur die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen werden.

γ) Simultane Entstehung der morphologischen Divergenz und der physiologischen Isolierung mag vereinzelt vorkommen. Towers Beobachtungen (1906, S. 21) an *Leptinotarsa rubicunda* möchte ich so deuten. Er fand diese Art bei Toluca (Mexiko) in 8500—9000 Fuß Höhe zusammen mit *L. multitaeniata*. Sie stammt sicher von dieser ab, denn in Kulturen derselben tritt sie zuweilen als extreme Variation auf.

Solche Exemplare von *rubicunda* waren mit *multitaeniata* fast vollständig unfruchtbar, während sie mit den freilebenden Artgenossen sich leicht vermehrten.

---

Von einigen Forschern ist noch ein andres Prinzip zur Erklärung der Unfruchtbarkeit der Hybriden aufgestellt worden, welches ich nicht für richtig halte:

4. Wallace (1889, S. 173) und Weismann (1902, II, S. 382) nehmen an, daß die natürliche Auslese imstande sei, die Kreuzungssterilität beginnender Arten allmählich zu steigern. Darwin (Var. II, S. 213—215) hat diese Frage eingehend erörtert, sich aber nie mit dem Wallaceschen Gedankengange befriedigen können. Bei Pflanzen hält er die Möglichkeit einer solchen Steigerung nicht für ganz ausgeschlossen. Bei Tieren lehnt er sie aus zwei Gründen ab. Erstens sind nahverwandte Arten, die aber in ganz verschiedenen Gegenden leben, häufig untereinander steril, was beweist, daß die Unfruchtbarkeit ohne Vermittlung der Zuchtwahl eingetreten sein muß. Zweitens gibt es Fälle, bei denen die eine Form von der andern befruchtet werden kann, aber nicht umgekehrt; auch hierbei ist Selektion ausgeschlossen. Er kommt daher zu dem zweifellos richtigen Schluß, daß die Sterilität zwischen zwei nahverwandten Arten »zufällig während des langsamem Ganges ihrer Umbildung im Zusammenhange mit andern und unbekannten Veränderungen in ihrer Organisation eingetreten ist«. Wallace argumentiert in der folgenden Weise. Er nimmt an, daß wenn zwei Varietäten einer Art sich an etwas verschiedene Lebensbedingungen angepaßt haben, die Kreuzungsprodukte weniger vollkommen angepaßt waren, obwohl ihre Lebenskraft an sich durch die Kreuzung gesteigert sei (»for the offspring of the crossed unions will be, perhaps, more vigorous on account of the cross, although less perfectly adapted to the conditions of existence than either of the pure breeds«, S. 174). Er schließt daraus: die Zuchtwahl wird diese Hybride nicht aufkommen lassen, wenn sie etwas weniger fruchtbar sind als die reinen Varietäten, so daß schließlich nur diese existieren in einem solchen Gebiete. Sind hingegen in einem andern benachbarten Gebiete die Kreuzungsprodukte ebenso fruchtbar wie die reinen Formen, so wird hier eine vollständige

Mischrasse, die aber weniger gut angepaßt ist, entstehen. Treten daher beide Gebiete in Konkurrenz, so wird die Zuchtwahl die letztere vertilgen und damit den unter sich unfruchtbaren Varietäten das Gesamtgebiet eröffnen. Weismann begründet seine Ansicht nicht näher, sondern sagt nur kurz: »denn es ist ein offensichtlicher Vorteil für jede der beiden auseinander weichenden Variationseinrichtungen, wenn sie möglichst wenig miteinander vermischt werden«. Gegen Wallace läßt sich zunächst sagen, daß auf beiden Gebieten die Bastarde verschwinden müssen, falls sie schlechter angepaßt sind. Der verschiedene Grad ihrer Fruchtbarkeit kann diesen Prozeß beschleunigen oder verlangsamen, aber ihn nicht aufheben, also deshalb wird es nie auf dem einen Gebiet zu einer vollständigen Mischrasse und auf dem andern Gebiet zu zwei scharf gesonderten Varietäten kommen, sondern beide Stellen werden sich im wesentlichen gleich verhalten, d. h. sie werden Jahr für Jahr eine Anzahl Mischlinge bekommen, die über kurz oder lang ausgemerzt werden. Damit wird aber die ganze Argumentation von Wallace hinfällig. Weiter läßt sich noch folgendes gegen sie sagen. In sehr vielen Fällen unterscheiden sich zwei Varietäten nicht durch Anpassungen, sondern durch indifferentie Merkmale. Dann kann eine Vereinigung derselben auf einen Bastard diesen nicht benachteiligen. Sind aber wirklich die zwei Varietäten durch verschiedene Anpassungen getrennt, so wird eine Vereinigung derselben dem Bastard häufig nur nützlich sein, er kann dann in zwei Sätteln reiten und je nach Bedarf den einen oder den andern verwerten. Voraussichtlich werden die Bastarde mendeln und sich regelmäßig in  $F_2$  spalten. Ein Nachlassen der Fruchtbarkeit kann aber auf diesem Wege nie entstehen, denn diese ist ganz unabhängig von dem Grade der Nützlichkeit.

**Zusammenfassung und Verhältnis der geographischen zur biologisch-sexuellen Isolation.** Wenn eine neue Form zuerst in wenigen Individuen auftritt, so kann sie durch die alternative Vererbung allein nicht zu einer Rasse werden, selbst wenn sie dominant ist, es sei denn, daß sie im Kampf ums Dasein günstiger gestellt ist und infolgedessen allmählich die Oberhand gewinnt. Es existieren aber in der Natur Isolationsmittel, welche bewirken, daß die Individuen der neuen Form nur unter sich kopulieren, und solche sind daher für indifferentie, nicht

selektionswertige Variationen von der größten Bedeutung, um sie vor dem Untergange zu bewahren. Es ist zu unterscheiden eine geographische Isolation von einer auf demselben Wohngebiete, welche wieder eine biologische (ökologische) oder eine sexuelle (physiologische) sein kann. Es kommt zu einer biologischen Isolation, wenn durch veränderte Lebensweise oder durch Verschiebung der Zeit der Geschlechtsreife eine Verschmelzung vermieden wird; eine sexuelle Isolation liegt vor, wenn die geschlechtlichen Neigungen sich bei beiden Formen verschieden verhalten (Ausbildung eines Rassegefühls) oder der Bau der Genitalorgane bzw. die sexuelle Affinität der Keimzellen so sehr differieren, daß eine Wechselbefruchtung entweder ganz ausgeschlossen ist oder die Bastarde infolge ihrer Unfruchtbarkeit und Schwäche sich nicht zu halten vermögen. Auf demselben Wohngebiete entsteht in allen diesen Fällen, abgesehen von vereinzelten Ausnahmen, zuerst die morphologische Differenz, darauf erst die physiologische Eigenschaft der sexuellen Aversion oder der Kreuzungssterilität, nicht umgekehrt. Bei geographisch getrennten Varietäten und bei solchen Formen desselben Wohngebietes, bei denen die biologische Isolation verbunden ist mit einer gewissen lokalen Trennung, ist Kreuzungssterilität häufig nicht vorhanden. Sie kann fehlen, weil die Reinzucht beider Formen auch ohne sie erfolgt. Die Entstehung der Kreuzungssterilität ist in letzter Linie wohl darauf zurückzuführen, daß die Genitalien sehr leicht korrelativ beeinflußt werden und bei einem Wechsel der Existenzbedingungen sich verändern. Die natürliche Zuchtwahl spielt hierbei keine Rolle. Da selbst nahverwandte Arten durch erbliche Unterschiede voneinander getrennt sind, so müssen alle diese Differenzen schon in den Keimzellen vorbereitet und materiell bedingt sein. Die Eier zweier Arten sind ebenso sehr voneinander verschieden, wie die ausgebildeten Geschöpfe, und sobald diese Divergenz der Keimzellen bei Beginn der Artsonderung einen gewissen Grad erreicht hat, muß sie Sterilität zur Folge haben.

Spielt nun in der Natur eine dieser Isolationsformen für die Entstehung der Arten eine größere Rolle als die andre? Diese Frage ist sehr verschieden beantwortet worden und namentlich wiederholt zugunsten der geographischen Isolation. M. Wagner (1868, 1889) ist mit großer Entschiedenheit für die »Entstehung der Arten durch räum-

liche Sonderung « eingetreten, worauf ihm Weismann (1872) schlagend nachwies, daß unendlich oft auf demselben Wohngebiete die Spaltung in neue Formen eingetreten sein muß. Neuerdings hat K. Jordan (1905) für die Schmetterlinge denselben Standpunkt wie Wagner eingenommen, weil die für die Speziesdiagnose so außerordentlich wichtigen männlichen Kopulationsorgane ungefähr bei der Hälfte aller geographischen Variationen konstante Unterschiede zeigen, während sie bei nichtgeographischen mit einer Ausnahme (*Papilio xuthus*) stets fehlen, möchten von den letzteren irgendwelche individuelle Variationen oder die Saisonformen untersucht werden. Von 276 geographischen Varietäten der Schwärmer waren 131 in diesen Apparaten verschieden, 145 gleich gebaut; bei 66 geographischen Formen der Ambulycinae waren 57 verschieden, bei 54 der Choerocampinae 11 ungleich. Die geographischen Varietäten der Schmetterlinge zerfallen also in drei Gruppen:

- a) in vielen Fällen sind Farbe bzw. Zeichnung der Flügel verschieden, die Kopulationsorgane sind gleich;
- b) in ungefähr ebenso vielen Fällen sind Flügel und Begattungsorgane verschieden;
- c) in seltenen Fällen finden sich nur Unterschiede an den Kopulationswerkzeugen, die Flügel sind gleich.

Daraus leitet Jordan die folgenden bedeutungsvollen Schlüsse ab:

1. nur aus geographischen Formen der Schmetterlinge entstehen neue Spezies, denn nur bei diesen treten die bei allen guten Arten beobachteten Unterschiede im Kopulationsapparat auf;
  2. die individuellen und jahreszeitlichen Variationen spielen in der Evolution keine Rolle;
  3. wenn zwei nahverwandte Arten auf demselben Gebiet leben, so sind sie nicht hier entstanden, sondern die ursprünglich getrennten Verbreitungszonen haben sich sekundär vereinigt.
- Dieser Gegensatz zwischen geographischen und nichtgeographischen Variationen der Schmetterlinge ist sehr interessant und beweist, daß bei diesen Tieren tatsächlich die Verbreitung das entscheidende Moment der Artbildung darstellt. Auf demselben Wohngebiet vermögen die biologische und die sexuelle Isolation nicht aufzukommen oder wenig-

stens nur höchst selten (vgl. oben S 538, *Hadena adusta* var. *bathensis*). Der Grund hierfür scheint mir ein doppelter zu sein. Erstens sind die Schmetterlinge leicht bewegliche Geschöpfe, und alle Individuen eines von natürlichen Barrieren umgrenzten Gebietes bilden daher eine Paarungsgemeinschaft. Wenn daher auch einzelne Exemplare hier und da in ihrer Lebensweise abändern, so können sie sich doch nicht zu einer selbständigen Art weiter entwickeln, weil die sexuelle Isolation nicht eintritt. Derartige Varietäten werden immer durch Übergangsformen mit der Stammart verbunden bleiben, etwa wie die gewöhnliche Nonne (*Liparis monacha*) durch viele Schattierungen in die dunkle var. *eremita* übergeht. Der zweite Grund besteht darin, daß der Kopulationsapparat offenbar im allgemeinen viel schwerer durch äußere Faktoren verändert wird wie die Färbung und Zeichnung der Flügel. Daher zeigen die geographischen Varietäten zu etwa 50% noch keine Umgestaltung des Valvenapparats, sondern sind nur an der verschiedenen Farbung der Flügel kenntlich, obwohl das veränderte Wohngebiet doch zweifellos auf alle Organe neue Reize ausüben wird. So wird es auch verständlich, warum auf demselben Gebiete die leicht reagierende Flügelzeichnung in zwei Saisonformen sich spalten kann, während die Kopulationsorgane einheitlich bleiben. Und letzterer Umstand bildet natürlich ein weiteres Hindernis für die sexuelle Isolierung einer beginnenden Art. Trotzdem wird sie unter Umständen eintreten können, z. B., wie Petersen hervorhebt, durch plötzliche Veränderung des Duftapparats, der ja für die Anlockung der Geschlechter von so großer Bedeutung ist.

Was für die Schmetterlinge gilt, mag für viele andre leicht bewegliche Tierklassen ebenfalls zu Recht bestehen. Tatsächlich sehen wir z. B. bei Vögeln und Säugetieren gut ausgesprochene Varietäten in der Regel auf verschiedene Wohngebiete verteilt und durch geographische Schranken (Flüsse, Gebirge, Meeresarme) gesondert. Vgl. hierzu den Aufsatz von D. S. Jordan, 1905. Zuweilen genügt schon eine periodische geographische Sonderung, denn wir sehen, daß die verschiedenen Heringsrassen in der Nordsee und in den angrenzenden Meeren umherwandern, sich auch zuweilen mischen, aber trotzdem durch ihre getrennten Laichplätze — vielleicht auch durch ein Rassegefühl — verschieden bleiben. Trotzdem gehen Wagner und K. Jordan und D. S. Jordan viel zu

weit, wenn sie die Entstehung neuer Arten auf demselben Wohngebiet entweder leugnen oder wenigstens als eine große Seltenheit hinstellen (vgl. S. 529). Eine Erklärung der Koexistenz zweier nahverwandter Arten durch sekundäre Verschmelzung der Wohngebiete verbietet sich in vielen Fällen von selbst, entweder weil sie nur auf demselben Gebiet leben, ohne es nach getrennten Richtungen zu überschreiten, so daß von einer Verschmelzungszone nicht die Rede sein kann, oder weil überhaupt die Möglichkeit der Auswanderung von jeher fehlte. Die über 100 *Gammarus*-Spezies des Baikalsees, die zahlreichen Cladocerenarten, welche nach G. O. Sars sich im Kaspisee aus der Gattung *Bythotrephes* entwickelt haben, die über 80 Chromiden des Tanganyikasees haben zeitlebens dasselbe Wohngebiet gehabt, und trotzdem hat die Evolution auf diesen abgeschlossenen Terrains nicht stillgestanden. In früheren Erdperioden war es ebenso, denn im obermiozänen Süßwasserbecken von Steinheim haben sich nachweislich 19 verschiedene Formen des *Planorbis multiformis* (Fig. 43) aus derselben Stammart entwickelt. Die Botaniker sind vielfach zu denselben Ideen gekommen. Wohl keine Pflanze ist hinsichtlich ihrer Zersplitterung in nahverwandte, aber dennoch erblich konstante und sich nicht kreuzende Formen mehr studiert worden als das Hungerblümchen *Erophila verna*, und bei ihr fanden Alexis Jordan und Rosen als ein besonders charakteristisches Merkmal die »gesellschaftliche Entstehung« neuer Arten. Dieselbe Ansicht hat ferner Nägeli für Hieracien vertreten, und wenn de Vries (vgl. S. 420) mit seinen Beobachtungen nur irgendwie recht behält, so sprechen sie ebenfalls gegen den Satz von K. Jordan, daß neue Arten nur auf getrennten Wohngebieten ihren Ursprung nehmen können.

Die eben erwähnten Krebse und Fische sind sehr beweglich, und sie beweisen, daß man nicht den Satz aufstellen darf: Tiere mit hohem Lokomotionsvermögen können nur auf Grund räumlicher Sonderung in neue Arten zerfallen. Eine biologische Isolation wird durch gut entwickelte Bewegungsorgane zweifellos erschwert, bleibt aber immerhin möglich, und neue Arten entstehen auch auf einem eng umgrenzten Gebiet, wenn ein intensiver Kampf ums Dasein die Organismen zu immer spezialisierterer Ausnutzung der vorhandenen Lebensbedingungen zwingt. Umgekehrt aber bleiben viele Arten trotz kosmopolitischer

Verbreitung dieselben und spalten sich nicht in neue Formen, weil sie überall dieselben Lebensbedingungen antreffen. So erklären sich die vielen Kosmopoliten unter Protozoen, Entomostraken und Räderieren. Kofoid fand, daß über die Hälfte der Protozoen und Rädertiere des Illinoisflusses auch in der Elbe vorkommt. Man sieht also, daß das Problem der Entstehung der Arten durch das Schlagwort »geographische Sonderung« allein nicht zu lösen ist.

---

## V. Kapitel.

### Die Tragweite und die Grenzen der Darwinschen und der Lamarckschen Faktoren.

#### 1. Dreifache Wirkung des Kampfes ums Dasein.

In den vorhergehenden vier Kapiteln glaube ich gezeigt zu haben, daß die Darwinschen Lehren im wesentlichen richtig sind, und daß man mit Unrecht den großen Einfluß, welchen der Kampf ums Dasein und die Selektion auf die Bildung der Arten ausgeübt haben, neuerdings herabzusetzen, oder gar ganz zu leugnen versucht hat. Ich bin mit Haeckel der Überzeugung, daß die Opposition gegen den Darwinismus in erster Linie zurückzuführen ist auf ungenügende biologische Schulung. Wer immer nur das einzelne tierische Individuum im Auge hat, mag er es nun als totes Objekt zergliedern oder systematisch einreihen oder als Physiologe die chemischen und physikalischen Reaktionen am lebenden Individuum untersuchen, der ist gar nicht imstande, sich von der Vielgestaltigkeit des Kampfes ums Dasein eine richtige Vorstellung zu machen. Es ist sehr charakteristisch, daß unter den Gegnern der Selektionslehre sich so viele Museologen und Paläontologen<sup>1</sup> befinden, welche immer nur totes Material zu sehen bekommen. Wer durch jahrelange Sammeltätigkeit mit der lebenden Tierwelt vertraut geworden ist, und dabei sich bestrebt hat, das verwickelte Spiel von Kräften, jene kompli-

<sup>1</sup> Koken (1902, S. 3) gibt zu, daß »die Selektionslehre, wie sie Darwin geschaffen hat, unter den Paläontologen weniger Vertreter hat«.

zierte Kette von Wechselwirkungen zu analysieren, denen das lebende Tier im großen Haushalte der Natur ausgesetzt ist, kurz gesagt, wer biologisch die Wunderwelt der Organismen studiert, der wird zu der Überzeugung gelangen, daß der Darwinismus kein überwundener Standpunkt ist<sup>1</sup>.

Nach drei Richtungen wirken insbesondere die Darwinschen Faktoren des Kampfes ums Dasein und der Variabilität.

1. Durch den Geburtenüberschuß wird jede Art gezwungen, sich, aktiv oder passiv, wenn es irgend möglich ist, immer weiter auszubreiten, neues Terrain für sich zu erobern und entweder seine Lebensweise nach verschiedenen Richtungen abzuändern oder diejenigen Gebiete zum Wohnorte zu wählen, für welche seine Organisation paßt. So hat der Kampf ums Dasein allmählich von den Kontinenten und vom freien Ozean her die abyssischen Tiefen der Meere bevölkert und seltsame Gestalten (Fig. 103—105) unter den eigenartigen Lebensverhältnissen

<sup>1</sup> Damit man sieht, daß ich nicht übertreibe und daß den Gegnern des Darwinismus zuweilen tatsächlich jede biologische Erfahrung abgeht, verweise ich auf Wolff (1898, S. 33 ff.), welcher das erste Beispiel herausgreift, an dem Darwin die natürliche Zuchtwahl illustriert, um daran seine merkwürdigen Schlußfolgerungen anzuknüpfen. Darwin hatte gesagt, daß, wenn ein Wolf gezwungen sei, sich von schnellfüßigen Hirschen zu ernähren, alle langsamten Wölfe aussterben müßten und auf diese Weise eine behende Rasse von Wölfen resultieren würde. Man sollte meinen, dies müßte jedem einleuchten. Statt dessen schreibt Wolff folgendes: »Mit demselben Recht, wie die Darwinschen Folgerungen, könnte man z. B. auch folgende ableiten: der langsamere Wolf ist dem schnelleren gegenüber im Vorteil, denn da er häufig vergebens Jagd auf Hirsche machen wird, so zwingt ihn der Hunger, öfter auf die Jagd zu gehen. Diese häufigeren Leibesübungen kräftigen den Körper, so daß er widerstandsfähiger gegen Strapazen und Krankheiten sein wird als der schnelle Wolf, der sich nicht so viel Bewegung zu machen braucht und daher mehr Zeit im verweichlichenden dolce far niente zubringen wird, mithin dem langsameren Wolfe gegenüber weniger Aussichten haben dürfte, am Leben zu bleiben; auf diese Art werden langsame Wölfe gezüchtet. Wer will nun entscheiden, ob dieser oder der Darwinschen Folgerung die größere Berechtigung zukommt?« Ich muß gestehen, eine solche Frage kann man nur aufwerfen, wenn man jeder biologischen und physiologischen Denkweise unfähig ist. Also ein abgehetztes und ausgehungertes Tier soll kräftiger, widerstandsfähiger gegen Strapazen und Krankheiten werden als eins, bei dem Anstrengung und Ruhe in normaler Weise abwechseln! Wer so zu folgern vermag, der sollte lieber nicht über biologische Fragen schreiben.

hervorgezaubert. So hat er Fische und Mollusken aufs Land und Vögel, Insekten und Spinnentiere ins Wasser getrieben und des Lebens Lust und Leid bis in die Wüste, bis zum Firn der Gletscher und zum eisigen Pol getragen. Dies ist seine extensive Wirkung, die sich demnach in doppelter Form vollzieht: entweder die Art gerät auf Grund der eignen Beweglichkeit oder mechanischer Transportmittel (Wind, Strömung des Wassers) in eine neue Umgebung und wird dadurch verändert, wobei nur diejenigen Individuen erhalten bleiben, welche zufällig nach der zweckmäßigen Seite abandern (= passive Form der extensiven Wirkung), oder die Art variiert spontan, und die Individuen suchen nun einen ihrer veränderten Organisation entsprechenden und noch nicht von einer andern Art voll besetzten Platz im Haushalt der Natur zu erobern [= aktive Form der extensiven Wirkung, welche von Becher (1910, S. 265) als »Ausnutzungsprinzip« bezeichnet wird]. Vgl. hierzu Davenport (1903). Ein gutes Beispiel einer solchen Anpassung an die verschiedensten Verhältnisse bieten die Larven der Chironomiden, welche ursprünglich in reinem Süßwasser zu Hause sind; einige Arten leben im Schlamm, andre in übelriechenden Gewässern. Wieder andre kommen im Brackwasser vor, und sämtliche Arten der Clunioninae sind marin geworden. Endlich leben eine ganze Anzahl Larven von Zuckmücken außerhalb des Wassers: *Camptocladius*-Arten in Dung, *Ceratopogon resinicola* im flüssigen Harz von *Pinus silvestris*, *Cerat. latipalpis* unter der Rinde toter Kiefernaste, und drei Arten derselben Gattung sind sogar myrmekophil geworden (s. Thienemann 1908). Beide Formen der extensiven Wirkung können Hand in Hand gehen, und in einem speziellen Falle ist es oft unmöglich, zu entscheiden, welche von ihnen den größeren Einfluß ausgeübt hat. Man könnte z. B. annehmen, der Olm sei zufällig in unterirdische Gewässer geraten und habe hier infolge des Lichtmangels seine Augen verloren; anderseits sehen wir, daß der Riesensalamander und andre Verwandte des Ols auffallend kleine Augen haben, obwohl sie nicht unterirdisch leben. Der Olm hatte also vielleicht aus inneren konstitutionellen Gründen eine Tendenz zur Rückbildung des Auges und suchte deshalb dunkle Platze auf, weil er hier unbelastigt blieb. Ist die Möglichkeit zur Ausbreitung nicht vorhanden und sind gleichzeitig die Existenzbedingungen gunstig, so daß eine sehr große

Zahl von Individuen entsteht, so zwingt der Kampf ums Dasein diese zur biologischen Isolation, d. h. zu einer nach allen möglichen Richtungen abgeänderten Lebensweise, was eine entsprechende Zersplitterung in nahestehende Arten zur Folge hat. So erklären sich die (nach Dybowski) 115 *Gammarus*-Spezies des Baikalsees und die zahlreichen Chromiden des Tanganyikasees.

2. übt der Kampf ums Dasein bei gleichbleibenden Lebensverhältnissen eine konservative Wirkung aus, indem er alle krankhaften oder minderwertigen Individuen größtenteils ausmerzt und den Rest auf derjenigen Höhe der Anpassung erhält, welche von den jeweiligen Existenzbedingungen gefordert wird (vgl. S. 95). Dadurch kann unter Umständen die Selektion dem phyletischen Fortschritt entgegentreten, also hemmend auf die Evolution einwirken. Bei den Vögeln eilen z. B. die Männchen in der Differenzierung voran, und die Weibchen folgen ihnen. Bei Arten, welche offen brüten, zwingt aber die Selektion die Weibchen an dem einfachen schützenden Jugendkleid mehr oder weniger festzuhalten. Die Ausmerzung der krankhaften Individuen wird häufig bezeichnet als dezimierende Selektion. Dieser Ausdruck ist nicht klar und wird deshalb besser vermieden, denn jede Auslese »dezimiert«, d. h. verringert den Bestand an Individuen. Ebensowenig gefällt mir die von Pearson (1900, S. 412—14) herührende Bezeichnung »periodic selection«, welche gewählt worden ist, weil in jeder Vermehrungsperiode der gute Durchschnitt sich fortpflanzt.

3. wird der Kampf ums Dasein selektiv, züchtend, indem er von den neu auftretenden Variationen einige erhält, den Strom des organischen Lebens in bestimmte Bahnen leitet (Orthoselektion) und langsam den Grad der Anpassungen vervollkommt. Der Kampf ums Dasein hat also eine prospektive Bedeutung, d. h. er wirkt bestimmend auf die Qualität der späteren Generationen ein, indem ganze Reihen von Individuen ausgemerzt und ihre Beziehungen zu der lebenden Umgebung und ihre Vererbungstendenzen für alle Zeiten aus der organischen Welt entfernt werden. Die Vervollkommnung der Anpassungen führt in der Regel zu einer Zunahme der Komplikation (vgl. Einwand III, S. 65), und insofern erklärt der Darwinismus ungezwungen die Evolution der Organismen von einfachen Formen zu immer höher stehenden. In ein-

zernen Fällen kann aber auch, wie bei Parasiten, die Veränderung der Anpassungen zu einer Vereinfachung der Organisation führen, oder sie führt gleichzeitig in der Quantität der Elemente zu einer Reduktion, in der Qualität derselben zu einer Komplikation (Beispiel: die Zahl der Kopfknochen und der Zahne ist bei niederen Wirbeltieren sehr groß, wird aber allmählich geringer, während die Teile selbst komplizierter werden). Wichtig ist ferner, daß durch die Zuchtwahl stets nur die Art als solche, aber nicht immer das einzelne Individuum gefördert wird. So stirbt die Drohne gleich nach dem Hochzeitsfluge an der durch das Abbrechen des Penis verursachten Verletzung, und die Sporozysten der Trematoden und die Weibchen von *Filaria* und *Ichthyonema* können ihre Brut nur dadurch absetzen, daß sie platzen und hierbei den Tod finden. Auch hängt in vielen Fällen die Lebensdauer davon ab, ob die Eltern für die Aufzucht der Jungen noch nötig sind oder nicht.

Nach diesen drei Richtungen wirken der Kampf ums Dasein und die Selektion positiv, d. h. sie schaffen Zustände, welche ohne ihr Vorhandensein nicht sich ergeben würden, und nichts ist daher unrichtiger, als diese Faktoren als rein negative zu bezeichnen (vgl. S. 45). Wie groß ihr Einfluß freilich ist oder, mit andern Worten, wie groß das Konto der minderwertigen Variationen im Verhältnis zu den guten ist, läßt sich nicht im allgemeinen, sondern höchstens annähernd für einen speziellen Fall entscheiden. Gäbe es eine primäre absolute Zweckmäßigkeit, eine den Organismen immanente Fähigkeit, unter veränderten Bedingungen immer nur nach der nützlichen Seite abzuändern, so wäre eine Selektion überflüssig. Aber eine solche existiert nicht; die zahllosen indifferenten oder unvollkommenen Einrichtungen, die rudimentären Organe, die Krankheiten und die exzessiven Bildungen, welche große Tierfamilien zum Aussterben brachten, beweisen dies.

Da diese ganze Arbeit von der Bedeutung und Tragweite des Selektionsprinzips handelt, so begnüge ich mich damit, hier am Schlusse noch einige allgemeine Fragen über den Begriff der Anpassung, die Ursachen der organischen Zweckmäßigkeit und über die Grenzen der natürlichen Zuchtwahl und der Lamarckschen Faktoren zu erörtern.

## 2. Der Begriff der Anpassung und die sogenannte primäre Zweckmäßigkeit.

Das Wort »Anpassung« wird im doppelten Sinne gebraucht; erstens und gewöhnlich zur Bezeichnung eines fertigen Zustandes; einer Einrichtung, welche, um mit den Worten von Roux (1895, I, S. 157; 1905, S. 77) zu reden, die »Dauerfähigkeit«<sup>1</sup> der betreffenden Art erhöht, also der Erhaltung des Lebens eines Individuums oder seiner Nachkommen dienlich ist. Zweitens zur Bezeichnung eines Vorganges, als Substantiv von »sich anpassen«, um den Erwerb einer nützlichen Einrichtung anzudeuten (z. B. Vergrößerung eines Muskels durch Gebrauch, Erwerb eines dichteren Haarkleids beim Einwandern in ein kaltes Gebiet). Um beide Begriffe scharf zu trennen, was in vielen Fällen wünschenswert ist, spricht Detto (1904) im ersten Sinne von »Ökologismus«<sup>2</sup>, im letzteren von »Ökogenese«. Mit dieser doppelten Bedeutung des Wortes hängt zusammen, daß jede Anpassung zwei Eigenschaften besitzen muß; sie muß erstens nützlich sein, und zweitens muß sie nicht von vornherein gegeben, sondern sie muß geworden sein. Wie Spengel (1898, S. 19) ganz richtig betont, ist jede Anpassung etwas Gewordenes, ein allmählich oder vielleicht zuweilen auch plötzlich entstandener Zustand. Wir können daher definieren: eine Anpassung (Ökologismus) ist eine nicht von Anfang an vorhandene, sondern im Laufe der Stammesgeschichte entstandene, lebensfördernde Einrichtung. Die Ökologismen (Anpassungen) werden von Detto weiter eingeteilt in monotope (stationäre, stabile), wenn sie immer nur in einer Richtung funktionieren (z. B. eine Lunge als Atmungsorgan, ein *Dionaea*-Blatt als Fangapparat für Insekten durch

<sup>1</sup> Der Ausdruck »Dauerfähigkeit« ist zu allgemein und sollte durch »Lebensfähigkeit« ersetzt werden. Wenn ein Stein dadurch dauerhafter wird, daß seine Oberfläche verwittert, und die Verwitterungskruste die atmosphärischen Einflüsse fernhält, so liegt hierin keine »Anpassung«. Wie schon S. 38 gezeigt wurde, kann man nur bei Organismen von Anpassungen sprechen, nicht aber bei anorganischen Körpern, denn bei diesen kann nicht irgend ein Zustand an sich höher bewertet werden als ein anderer. Das Wort Anpassung involviert aber stets eine Wertbeurteilung.

<sup>2</sup> Das Wort ist gebildet in Anlehnung an Haeckels (1866) Terminus »Ökologie« (Beziehungen der Organismen zur Außenwelt).

Zusammenschlagen seiner Flächen) und in *polytrop* (variable), wenn die Funktion sich nach verschiedenen Richtungen hin äußern kann (z. B. kann die Blattanlage von *Ranunculus aquatilis* je nach der Umgebung zum zerschlitzten Wasserblatt oder zum gewöhnlichen Laubblatt auswachsen, die Chromatophoren des Chamaleons und der Seezunge können eine helle oder eine dunkle Farbe hervorrufen, der Schnabel des Papageis dient zum Fressen und zum Klettern). Die Unterscheidung in *monotrop* und *polytrop* Anpassungen ist brauchbar, obwohl sie sich nicht scharf durchführen läßt, denn streng genommen ist jeder Ökologismus *polytrop* und läßt verschiedene Variationen und Phasen seiner Wirkungsweise erkennen. Das Auge dient nur zum Sehen und ist in dieser Hinsicht *monotrop*, durch das Akkommodationsvermögen der Linse beim Sehen in der Nahe und in der Ferne wird es *polytrop*; der Muskel kontrahiert sich und dehnt sich wieder aus. Hinsichtlich der Unterscheidung von regelmäßigen und sporadischen, von permanenten und vorübergehenden, aktiven und passiven Anpassungen siehe S. 22.

Eine andre Definition des Begriffs der Anpassung wird von Haeckel vertreten. Dieser Forscher verwendet seit 1866 in allen seinen Schriften das Wort Anpassung im Sinne von Variation. Jede Veränderung, mag sie nützlich, indifferent oder schädlich sein, ist für ihn eine »Anpassung«, und sogar Monstra und rudimentare Organe werden als Anpassungen bezeichnet. Diese Auffassung ist natürlich, wie schon viele Forscher (siehe z. B. Nägeli [1884, S. 277], Roux [l. e. S. 158], Driesch [1893, S. 147, Anm.], Spengel [1898, S. 10]) gezeigt haben, irrig. Eine »Anpassung« kann nur etwas sein, was »paßt«. Von einer schädlichen Anpassung zu sprechen, ist eine *contradiccio in adjecto*. Variation (Veränderung) ist der allgemeine Begriff, Anpassung (= nützliche Veränderung) ist der spezielle Begriff. Die Unterscheidung beider ist von der höchsten Bedeutung für die Abstammungslehre, weil diese zu erklären hat, wie aus der großen Masse der Variationen die Anpassungen hervorgehen. Identifiziert man beide Ausdrücke, so verstößt man erstens gegen das Sprachgefühl und erschwert zweitens das Verständnis. Der Laie wird mit Recht fragen: wenn jede Abänderung eine Anpassung, also im üblichen Sinne etwas Nutzliches ist, was bleibt dann noch der Zuchtwahl zu tun übrig?

Eine ähnliche Ansicht wie Haeckel, vertritt S. Tietze (1911). Er faßt alle Variationen als Anpassungen auf mit Ausnahme der direkt zur Ausmerzung führenden. Er macht also keinen Unterschied zwischen indifferenten und nützlichen Veränderungen und glaubt daher irrtümlich die Anpassungen und damit das »Rätsel der Evolution« durch ein »Proportionalgesetz« erklären zu können. Er sagt darüber (S. IX): »Die Anpassung ist das Produkt des nachstehenden Gesetzes: Jedes, namentlich aber auch jedes organische Ding, ist von einem oder mehreren andern Dingen oder von einer ‚Umgebung‘ derart abhängig, daß es infolge der Veränderung derselben, wenn dieselbe es nicht sogleich vernichtet, selbst automatisch eine partielle Veränderung erleidet und daher automatisch zu einem partiell neuen Ding wird. Selbstverständlich ist diese Veränderung des abhängigen Dinges zu der es beherrschenden oder der Umgebung stets proportional. Diese Proportionalität hat die merkwürdige Wirkung, daß einerseits die erlittene Veränderung nicht ins Endlose statt hat, sondern von der Umgebung abhängig und daher durch sie in ihrem Maße beschränkt, nach Erreichung der entsprechenden Proportion aufhört, aber anderseits auch den Angriff der Umgebungsänderung aufhören macht.« Von einem »Proportionalgesetz« kann man bei Organismen schon deswegen nicht reden, weil ein Reiz und die von ihm bewirkte Veränderung eines Organismus sehr oft nicht in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen, derart, daß mit der Intensität des Reizes auch die Veränderung zu- oder abnimmt.. Tietze meint unter »proportional« nichts anderes als »kausal«<sup>1</sup>, d. h. daß die Reizwirkung nur soweit geht, »als es die Veränderung der Umgebung mit sich bringt« (S. 16). Es liegt hier also eine irrite Anwendung des Wortes »proportional« vor. Das Proportionalgesetz drückt nur die Selbstverständlichkeit aus, daß jede Variation kausal bedingt ist, erklärt aber nicht, warum sich in einem Organismus überwiegend nützliche Variationen angehäuft haben, da diese doch ebensogut indifferent oder in geringem Grade schädlich sein konnten. Das von Tietze zurückgewiesene Selektionsprinzip steckt übrigens auch in seinen Anschauungen, denn er nennt

<sup>1</sup> In einem beim Abschluß dieser Auflage erschienenen neuen Werke spricht Tietze (1913, S. 18) ganz richtig von einer »Identität des Proportional- und des Kausalgesetzes«.

alle Änderungen »Anpassungen«, welche durch die Umgebung nicht vernichtet werden.

Beschränken wir nun den Begriff der Anpassung auf solche Einrichtungen (Strukturen und Organe), welche lebenerhaltend oder, wie man gewöhnlich sagt, zweckmäßig sind und als historisch entstanden angesehen werden müssen, so ergibt sich die weitere Frage nach dem Umfange dieses Begriffs. Was fällt unter diesen Begriff und was nicht? Da möchte ich zunächst betonen, daß der Begriff nicht allein morphologisch, sondern auch physiologisch aufgefaßt werden muß, ja daß die letztere Seite stets die entscheidende ist: eine Schutzfarbe, ein Auge, ein Muskel gelten nur wegen ihrer nutzlichen Wirkungsweise als Anpassungen, nicht etwa wegen ihrer komplizierten Strukturverhältnisse. Daher können nicht als Anpassungen gelten 1. alle Bildungen, deren Funktion oder Bedeutung unbekannt sind; 2. alle indifferenten und 3. alle unzweckmäßigen Bildungen; 4. alle elementaren Lebenseigenschaften. Hinsichtlich der letzteren stimme ich daher nicht mit Wolff (1898, S. 61, 62) überein, welcher schreibt: »Überhaupt wird jeder bei einem Nachdenken leicht erkennen, daß alle Lebenserscheinungen weiter gar nichts sind als Anpassungerscheinungen, d. h. Erscheinungen jener ganz eigenartigen Wechselbeziehung zwischen Organismen und Außenwelt, die uns als organische Zweckmäßigkeit erscheint.« Wie schon hervorgehoben wurde, ist jede fertige Anpassung etwas Gewordenes, ein allmählich entstandener Zustand. Die allen Lebewesen gemeinsamen Grundeigenschaften und Fähigkeiten der Assimilation, des Wachstums, der Reizbarkeit, der Kontraktilität, der Atmung und Fortpflanzung sind gewiß nutzlich in dem Sinne, als ohne sie das Leben sich überhaupt nicht erhalten könnte, und man hat sie daher zusammengefaßt unter dem Begriff der »primären Zweckmäßigkeit« (Wolff), aber wir müssen vorderhand annehmen, daß sie entstanden mit dem Moment, als das erste belebte Protoplasma sich bildete. Ohne diese Qualitäten ist ein Organismus überhaupt nicht denkbar. Wird der Begriff »Anpassung« daher beschränkt auf die sekundären Erwerbungen der Organismen, und zwar nur auf die nutzlichen, so müssen die primären Eigenschaften der Lebesubstanz von ihm ausgeschlossen werden. Diese elementaren Fähigkeiten werden jedoch von Anfang an variabel gewesen sein, und daher konnten sie durch die

Zuchtwahl nach Intensität und Beschaffenheit vervollkommen werden und in ihrer speziellen Form einen adaptiven Charakter annehmen. Die Frage nach dem Ursprunge der primären organischen Fähigkeiten ist gewiß von allerhöchstem Interesse, jedoch glaube ich nicht, daß sie sich gegenwärtig nur annähernd lösen läßt, da sie zusammenfällt mit der Frage nach der Entstehung des Organischen aus dem Anorganischen, also mit dem Problem der Urzeugung. Jensen (1907, S. 206) sucht eine Erklärung zu geben, indem er im Anschluß an Fechner (1873) hervorhebt, daß die anorganischen wie die organischen Prozesse eine »Tendenz zur Stationarität« besäßen. »Anpassung im Sinne von »Angepaßtsein« deckt sich ungefähr mit dem physikalischen Begriff der »Stationarität«, wie der Vorgang der »direkten Anpassung« gleichbedeutend ist mit Stationärwerden. Das Angepaßte ist aber eo ipso »selbsterhaltungsfähig« und »zweckmäßig«. Es ist demnach verständlich, daß die Organismen schon von ihrem Ursprung an zweckmäßige Eigenschaften, also eine »primäre Zweckmäßigkeit« besaßen.« In diesen Worten liegt nur der Schein einer Erklärung. Stationär ist ein schlechter Ausdruck für dauerhaft. Es ist selbstverständlich, daß alles, was sich erhält, dauerhaft ist. Wir wünschen aber zu erfahren, unter welchen Bedingungen eine Substanz entstehen konnte, welche beständig zerfällt und doch beständig sich wieder aufbaut, also höchste Stabilität und höchste Labilität vereinigt. Hierin liegt das bis jetzt üngelöste Problem der primären Zweckmäßigkeit.

Etwas weiter führen uns schon die Gedanken von Holmes (1904, 1907, vgl. dazu die Kritik von Child 1908), welche man bezeichnen könnte als die Theorie der korrelativ-mutualistischen Abhängigkeit aller Teile eines Organismus. Sie nimmt an, daß alle Organe und Organelemente sich gegenseitig beeinflussen und voneinander abhängen und daß deshalb nie ein Teil extrem auswachsen kann, ohne die Nachbarelemente und damit sich selbst zu schädigen. Fragt man nun aber, wie es kommt, daß alle Teile gerade den richtigen Einfluß aufeinander ausüben, so wird man doch wieder zum Selektionsprinzip rekurrieren und annehmen müssen, daß immer nur solche Individuen erhalten bleiben, bei denen zufällig diese Wechselbeziehungen zum Wohle des Ganzen ausschlügen.

Man kann verschiedener Meinung darüber sein, ob eine Reihe nützlicher Eigenschaften der Lebewesen Anpassungen, also sekundär erworben, oder primären Ursprungs sind. In der auf S. 11ff. gegebenen Übersicht über die verschiedenen Formen der organischen Zweckmaßigkeit befinden sich die Kategorien der reflexiven Zweckmaßigkeit (z. B. Lust-, Unlust-, Hunger-, Durstgefühl), der sanativen Zweckmaßigkeit (z. B. Fähigkeit der Gewöhnung an schädliche Agentia, Regenerationsvermögen) und der funktionellen Zweckmaßigkeit (trophische Reizbarkeit). Es mag sein, daß ein großer Teil der hierhin gehörigen Einrichtungen primären Ursprungs ist, daß z. B. schon die erste Amöbe trophisch reizbare Protoplasmateilchen und die Fähigkeit besaß, leichte Störungen zu überwinden oder sich an sie zu gewohnen. Selbst der einfachste Organismus ist mehr als eine Maschine, er besitzt einen Erhaltungstrieb, welcher ihn zwingt, unangenehme Reize zu meiden. Die Kräfte wirken in ihm nicht nach einer genau vorgeschriebenen Richtung, wie in einer Dampfmaschine, welche bei Überhitzung platzt, sondern sie besitzen einen gewissen Spielraum und können zuweilen auch einmal in umgekehrter, abnormer Weise sich äußern. Ein solcher in »Selbstregulationen« (Roux) sich äußernder Erhaltungstrieb läßt sich wohl nur verstehen als Ausfluß eines angeborenen Lust- bzw. Unlustgefühls, also eines psychischen Faktors. Aber selbst wenn wir von vornherein geneigt sind, die Grenzen der Elementareigenschaften eher zu weit als zu eng zu ziehen, so ist doch sicher, daß die spezielle Form, welche diese Eigenschaften bei den verschiedenen Organismen angenommen haben, nur auf dem Wege langsamer Vervollkommenung und in sehr vielen Fällen nur durch Variabilität und Zuchtwahl erreicht worden sein kann. Das Regenerationsvermögen z. B. beruht sicherlich auf der primären Fähigkeit des Wachstums und zeigt sich daher nicht selten in einer Weise, welche eine selektionische Deutung nicht zulaßt; z. B. regenerieren junge Raupen von *Liparis dispar* die ihnen künstlich entfernten Flügelanlagen, wozu sie in der freien Natur nie Gelegenheit haben. Daß die Regeneration sich aber in so unendlicher Mannigfaltigkeit äußert und vornehmlich den leicht verletzlichen, äußeren Organen zukommt, das ist, wie Weismann (1899) gezeigt hat und wie ich auch heute noch gegen Morgan (1907) annehmen möchte, nur durch den

regulierenden Einfluß der Selektion zu erklären<sup>1</sup>. Ebenso steht die für die Beweglichkeit der Tiere so wichtige Symmetrie des Körpers unter der Kontrolle der Auslese, denn sie geht verloren, wenn die Asymmetrie nützlich ist (Schnecken, *Pagurus*).

Endlich verdient noch folgendes hervorgehoben zu werden. Der Ausdruck »primäre Zweckmäßigkeit« ist nicht einwandfrei, weil er leicht mit der irrgigen Anschauung einer immanenten Zweckmäßigkeit verbunden werden kann, also mit der Vorstellung, daß jeder Organismus in einer Notlage immer nach der nützlichen Seite hin sich verändert, denn in diesem Sinne ist er von Wolff — meines Wissens zuerst — gebraucht worden. Ich werde im folgenden Abschnitt zeigen, wie verkehrt eine solche Annahme wäre. Es sei aber schon hier daran erinnert, daß die elementaren Lebenseigenschaften sehr oft zu unzweckmäßigen Bildungen führen, denn alle Mißbildungen, Hypertrophien und Hemmungsbildungen beruhen natürlich ebenso sehr auf ihnen, wie die normalen Organisationsverhältnisse. Auch die Fähigkeit, sich an neue Existenzverhältnisse zu gewöhnen, führt oft genug zu einem schädlichen Endresultat. Hätten die Vorfahren der *Alca impennis* sich nicht an das Wasserleben gewöhnt, so hätten sie ihr Flugvermögen nicht eingebüßt und wären voraussichtlich nicht ausgestorben. Ebenso führt die Regeneration sehr oft zu unzweckmäßigen Bildungen<sup>2</sup>. Die primäre Zweckmäßigkeit darf daher nicht mit immanenter Zielstrebigkeit verwechselt werden, denn die elementaren Lebenseigenschaften bedürfen stets einer höheren Kontrolle durch die Selektion, um zu zweckmäßigen

---

<sup>1</sup> In dem kürzlich erschienenen trefflichen Handbuch der Regenerationserscheinungen gelangt Korschelt (1907, S. 62) zu demselben Resultat. Er meint: wenn auch die Regeneration wegen ihrer weiten Verbreitung unter den Organismen als eine Fundamentalerscheinung betrachtet werden kann, »so wird man doch immerhin annehmen dürfen, daß diese Eigenschaft innerhalb gewisser Entwicklungsreihen durch Anpassung und Auslese eine Verstärkung und bessere Ausbildung erfahren hat.« Dieselbe Ansicht vertritt Holmes (1904, S. 302).

<sup>2</sup> Hinsichtlich unzweckmäßiger Regenerationen vgl. S. 582. Die dort gegebenen Beispiele beweisen schlagend, wie sehr Driesch im Irrtum ist, wenn er glaubt, der Darwinismus werde durch die Tatsachen der Regeneration widerlegt.

Strukturen zu führen. Daher ist es besser den Ausdruck »primäre Zweckmäßigkeit« ganz zu vermeiden und nur von »primären oder elementaren Lebenseigenschaften« zu sprechen.

### 3. Direkte und indirekte Anpassungen. Der Gegensatz zwischen Lamarckismus und Darwinismus.

Eine besondere Besprechung erheischt der Unterschied zwischen direkten und indirekten Anpassungen, auf den ich oben (S. 226) schon kurz hingewiesen habe, weil sich hierin ein Hauptgegensatz zwischen lamarckistischer und darwinistischer Denkweise ausprägt. Daß ein Organismus unter normalen Bedingungen zweckmäßig reagiert, erscheint selbstverständlich, weil eben seine Einrichtungen auf diese bestimmten Lebensverhältnisse zugeschnitten sind. Wie verhält sich aber ein Organismus, wenn er in ganz neue Bedingungen gerät, die derartig sind, daß sich weder seine Vorfahren noch er selbst je unter ihnen befunden haben können? Es wird dann eine neue zweckmäßige Reaktion (Anpassung) auftreten müssen, falls der Organismus nicht zugrunde gehen soll. Die Lamarckisten behaupten nun, daß in solchen Situationen die neue Anpassung direkt, ohne Mithilfe der Selektion erfolgt, indem alle oder wenigstens fast alle Individuen gleich, und zwar in zweckmäßiger Weise sich verändern, während nach der Meinung der Darwinisten die Individuen sich ungleich verhalten, indem meist nur ein kleiner Bruchteil zweckmäßig reagiert und unter den veränderten Verhältnissen am Leben bleibt, während die Mehrzahl zugrunde geht. Die Anpassung ist in letzterem Falle indirekt unter Mitwirkung der Selektion zustande gekommen. Der Gegensatz der Anschauungen ist also ein numerischer, demnach nur ein äußerlicher, aber nicht ein prinzipieller; er ist auch kein absoluter, denn es wird wohl jeder Lamarckist zugeben, daß stets einzelne Individuen die zweckmäßige Reaktion vermissen lassen, wenn die Hauptmasse sie aufweist. Beide Heerlager unter den theoretischen Biologen wurden sich gewiß weniger scharf bekämpfen, wenn ihnen das eben Gesagte immer klar vor Augen stünde.

Die aufgeworfene Frage behandelt die Entstehung neuer Anpassungen, also das Problem der Ökogenese. Daher ist es unbedingt nötig, den zur Beobachtung dienenden Organismus in eine ganz neue Situation

zu bringen, die so eigenartig ist, daß man nicht annehmen kann, daß das betreffende Geschöpf oder seine Vorfahren sich je in derselben oder in einer sehr ähnlichen, im Effekt gleichen Notlage befunden haben. Keine Anpassung funktioniert immer nach einem und demselben Schema, sondern jede ist in ihrer Wirkungsweise etwas variabel und in der Regel auf eine Summe ähnlicher Reize abgestimmt. Ein *Triton*-Bein wird regeneriert, wobei es gleichgültig ist, ob die Extremität durch einen Biß eines Fisches, durch Anstich mittels einer heißen Nadel oder durch einen Scherenschnitt entfernt wurde. Die künstliche Amputation kann daher nicht als neue Situation gelten; desgleichen nicht, wenn die Schlafbewegungen bei einer Akazie ausgelöst werden, indem man sie zuerst von elektrischem Licht bescheinen läßt, ehe die Verdunkelung eintritt. Den Tritonen werden ebenso wie den Karpfen die Augen nicht selten von Blutegeln ausgefressen, und daher ist Driesch (1905, S. 159) im Irrtum, wenn er glaubt, das Wolffsche Experiment der Linsenextirpation betreffe ein Organ, das nie im Laufe seiner Vorgeschichte entfernt worden sei<sup>1</sup>. Ferner kommt es in der freien Natur gewiß oft genug vor, daß auf frühen Stadien die zwei oder vier Furchungszellen durch den Wellenschlag auseinander gerissen wurden, was die Entwicklungsmechaniker künstlich durch Schütteln oder sonstige mechanische Abtrennung erreichen. Vgl. hierzu den interessanten Aufsatz von Welch (1897), welcher ausführt, daß zahlreiche pathologische Anpassungen auf physiologischen Eigenschaften beruhen, welche während des normalen Lebens gebraucht werden: das Aufhören der Plazentarnährung bedingt z. B. ähnliche Änderungen in der Zirkulation, wie bei der Amputation eines Gliedes. Es ist durchaus nicht leicht, einen total neuen Reiz einmal oder wiederholt auf ein Tier oder eine Pflanze auszuüben, der vertragen wird, so daß das Resultat des Experiments nicht der Tod ist, sondern eine direkte Anpassung. Jeder Organismus hat eine große Anzahl von Fähigkeiten geerbt, die er unter normalen Verhältnissen gar nicht oder nur selten braucht, die daher sehr leicht den Eindruck

---

<sup>1</sup> Es ist interessant, daß nach Gromalicki (Z. f. wiss. Zool. 89) Forellen imstande sind, ihre Linse, wie die Tritonen, von der Iris her zu regenerieren; allerdings erhielten von 500 operierten Tieren nur drei eine vollständige Linse.

einer direkten Anpassung an eine neue Situation vortäuschen können. Wir nannten sie früher (S. 22) sporadische Anpassungen. Wie Detto (1904, Kap. IV) überzeugend ausgeführt hat, lassen sich die meisten Fälle, welche als direkte Anpassungen bis jetzt gedeutet worden sind, auf eine der folgenden Kategorien von ererbten Fähigkeiten zurückführen und verlieren damit ihre Beweiskraft.

I. auf polytropen Anpassungen (siehe S. 555), also auf die Gabe, unter verschiedenen Bedingungen mit demselben Organ verschieden zu reagieren. Dabei bleibt es zunächst unentschieden, ob diese Regulationsfähigkeit ursprünglich mit oder ohne Selektion erworben wurde. Die Niere scheidet nicht nur die beim normalen Stoffwechsel entstehenden Gifte aus, sondern auch die zufällig aufgenommenen oder experimentell eingegebenen. Viele Daphnien vergrößern im Sommer ihre Oberfläche, wenn das Wasser mit steigender Temperatur dünnflüssiger wird (Fig. 85). Zu den schon erwähnten Beispielen füge ich hinzu, daß nach Poulton gewisse Raupen auf einem frühen Stadium sehr empfindlich sind für die Farben, welche sich in ihrer nächsten Umgebung befinden: auf schwarzbrauner Rinde werden sie fast schwarz, auf hellbrauner braun und zwischen grünen Blättern grün. Die einmal angenommene Farbe erhält sich dauernd. Es ist sehr gut möglich, daß diese drei Entwicklungsmöglichkeiten zunächst unabhängig voneinander von drei Rassen auf dem Wege der Selektion erworben wurden und dann später durch geschlechtliche Mischung derselben sich vereinigten, gerade so wie ein Hühnerzüchter die guten Eigenschaften mehrerer Rassen kombinieren kann. Vermutlich liegt die Sache ebenso bei den Oszillarien, welche nach den Versuchen von Engelmann (1902) und Gaïdukov (1902, 1906) die Komplementarfärbung zur Farbe des auffallenden Lichtes annehmen; in rotem Licht werden sie grün, in gelbbraunem blaugrün, in grünem löslich und in blauem braungelb. Sie erhalten also stets diejenige Farbe, welche unter den gegebenen Verhältnissen am besten zur Photosynthese geeignet ist. Bedenkt man, daß diese niedrigen Algen eine uralte Geschichte hinter sich haben und sicherlich während derselben unter den verschiedensten Bedingungen gelebt haben müssen, so ist diese polytropen Anpassungsfähigkeit nicht wunderbarer, als daß das Ei der Biene zu drei verschiedenen Formen weiden kann.

2. lassen sich manche Fälle von angeblicher direkter Anpassung zurückführen auf ererbte funktionelle oder sanative (vgl. S. 19) Anpassungsfähigkeit. Das Knochengewebe besitzt bekanntlich die Gabe, seine Bälkchen nach den Richtungen des stärksten Druckes oder Zuges anzuordnen (Fig. 1). Wenn sich diese Zweckmäßigkeit auch bei schief zusammengewachsenen Knochen äußert, so braucht man hierin keine direkte Anpassung zu sehen, denn sie tritt nur dann ein, wenn auf das verheilende Gewebe nach bestimmten Richtungen hin ein Druck oder Zug ausgeübt wird. Die phyletische Entstehung des Knochens aus dem Knorpel war zweifellos ein Prozeß, welcher viele Generationen erforderte, und während dieser Zeit konnte die Personalselektion sehr wohl jene Materialersparnis bewirken; denn Tiere mit leichten spongiösen Knochen mußten sehr im Vorteil sein gegenüber solchen mit schweren kompakten Skelettelementen (vgl. S. 339). Die auf diese Weise angezüchtete erbliche Fähigkeit äußert sich jetzt auch bei der Heilung von Knochenbrüchen. — Wenn der Mensch und gewisse Säugetiere aus der Ebene in große Gebirgshöhen versetzt werden, so findet eine rapide Vermehrung der roten Blutkörperchen statt, wodurch in der dünnen Luft die Atmung erleichtert wird. Es wäre unrichtig, hierin eine direkte Anpassung im obigen Sinne zu sehen, denn dieser Akkomodationsmechanismus war schon vorher vorhanden, da auch in der Ebene die Säugetiere auf Sauerstoffmangel mit einer Vermehrung der Erythrozyten reagieren. — Babák (Biol. Cbl. 23, 1903) machte interessante Studien über die Länge des Darmes bei verschiedener Nahrung. Er fand, daß, wenn Kaulquappen in der Gefangenschaft mit Pflanzenkost aufgezogen werden, ihr Darm die siebenfache, bei Fleischkost die viereinhalbache Körperlänge erreicht. Diese Reaktion ist gewiß zweckmäßig, aber sie bestätigt nur die bekannte Tatsache, daß das gröbere Pflanzenmaterial einen stärkeren Reiz ausübt und dadurch das intensivere Wachstum veranlaßt; eine Reaktionsweise, die dem Tier natürlich schon vor dem Versuche zukam. — Die Ascidie *Clavellina* kann im Winter bei Nahrungsman gel gewisse Individuen rückbilden zu kugeligen Knospen, wobei die Zellen zurückkehren zu dem einfachen Zustande der Stolonenzellen. Diese Rückdifferenzierung tritt auch ein, wenn ein kleiner Kiemenkorb abgeschnitten wird. Dieser rundet sich ab zu einem Zellhaufen, der nach

10—30 Tagen zu einer neuen Ascidie auswächst. Eine latent vorhandene Fähigkeit wurde also durch die Verletzung ausgelöst. Große Kiemenkorbe wachsen direkt wieder zu einem vollständigen Tier aus.

3. kann die scheinbar direkte Anpassung eine Hemmungs- oder eine Ruckschlagserscheinung sein, wofür ich nach Detto die folgenden Beispiele zitiere. Die Hydrophyten und die zufällig im Wasser oder in sehr feuchter Umgebung aufwachsenden Individuen von Landpflanzen zeigen häufig gewisse Übereinstimmungen, wie geringe Ausbildung der Pallisadenschicht, der Kutikula und der Behaarung, der Stomata, zentripetale Verschiebung der Gefäßbündel u. a. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Entwicklungshemmungen, indem jene Bildungen ein gewisses Maß von Trockenheit nötig haben zu ihrer vollen Entfaltung. Als eine Ruckschlagserscheinung ist es anzusehen, wenn Wasserpflanzen (*Hottonia*, *Myriophyllum*) an den aus dem Wasser emporragenden Blättern oder Blatteilen Stomata erhalten, da doch die Vorfahren zweifellos Landpflanzen waren. Der Bergsalamander (*Salamandra atra*) ist lebendig gebarend, und die langen Kiemenfäden der zwei im Uterus befindlichen Jungen dienen zum Aufsaugen einer aus zerfallenen Eiern gebildeten Nahrflüssigkeit. Kammerer (1904) fand im Anschluß an ähnliche frühere Versuche, daß wenn die Jungen herausgenommen und ins Wasser gesetzt werden, diese intrauterinen Kiemen sich wieder an die Wasseratmung gewöhnen, indem sie ein derberes Epithel erhalten und andre Veränderungen erleiden. Oder diese Kiemen werden abgeworfen und durch ganz neue, normal ausschende ersetzt. In allen diesen Fällen zeigt der Organismus keine neue Anpassung, sondern wandelt auf erblich fixierten Bahnen, indem er latente Anlagen benutzt. Über atavistische Reaktionen von *Sal. maculosa*, *Alytes* und *Siredon* vgl. S. 468 ff. dieses Buches.

4. lassen sich die sogenannten direkten Anpassungen vielfach zurückführen auf die ererbte »Variationsbreite« (Detto)<sup>1</sup>, womit gesagt

<sup>1</sup> Detto spricht von »potentieller Variationsbreite«. Dieser Ausdruck scheint mir nicht richtig zu sein, denn man muß hierunter alle überhaupt möglichen Veränderungen verstehen. Es ist klar, daß keine Variation eintreten kann, die nicht der Potenz nach gegeben ist. Die ererbte Variationsbreite umfaßt nur einen Teil der überhaupt möglichen Abänderungen.

sein soll, daß jeder Organismus eine ganze Anzahl von Eigenschaften und Reaktionsweisen besitzt, welche unter den aktuellen Lebensbedingungen nicht von Nutzen sind, dagegen bei veränderter Umgebung sich von höchstem Nutzen erweisen können. Ich habe schon früher (S. 138) solche Beispiele angeführt und hervorgehoben, daß Merkmale auf diesem Wege plötzlich selektionswertig werden können. Die Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben uns mit einer großen Zahl von »Tropismen« bei niederen Tieren bekannt gemacht und gezeigt, daß diese in außerordentlich vielen Fällen auf Licht, Temperatur, chemische, elektrische und andre Reize in ganz bestimmter Weise reflektorisch antworten, und daß die so ausgelösten Bewegungen oder Instinkthandlungen sehr oft nützlich, in vielen Fällen aber auch gleichgültig oder schädlich sind. Die Arbeiten von Loeb und von Jennings (zusammengefaßt 1906) haben nach dieser Richtung sehr viel Aufklärung gebracht. So scheint z. B. der positive Heliotropismus von *Spirographis spallanzanii* und von Serpuliden, ferner derjenige der im Holz fressenden Raupe des Weidenbohrers (*Cossus ligniperda*) und gewisser im Schlamm lebender Krebse (*Cuma rathkei*) gegenwärtig keine biologische Bedeutung zu haben. Jeder Vogel schwimmt an sich auf dem Wasser, aber nur wenige Familien haben diese Gabe verwertet und sind zu Wasservögeln geworden. Schimper hat gezeigt, daß die Halophyten schwimmfähige, die Epiphyten flugfähige Samen besitzen, und daß sie dieser Eigenschaft ihre Verbreitung und Lebensweise verdanken; ihre nichthalophilen und nicht-epiphytischen Verwandten verfügen ebenfalls schon über sie, wenngleich in geringerem Maße. Auf Grund solcher, wie Darwin sagte, »zufällig nützlicher« Eigenschaften stehen jeder Art ein viel größeres Wohngebiet und weit mehr Möglichkeiten der Lebensführung zu Gebote, als tatsächlich an ihr beobachtet werden. Wenn daher Bakterien und Schimmelpilze auch auf veränderten Nährböden gedeihen und Rostpilze

---

nämlich nur diejenigen, welche die Art im Laufe ihrer phyletischen Entwicklung erworben hat und zurzeit noch besitzt. Gerät der Organismus unter ganz neue Bedingungen, so reagiert er entweder so wie früher unter ähnlichen Bedingungen auf Grund dieser ererbten Variationsbreite — z. B. fliegt die Motte auch gegen das elektrische Licht — oder es erfolgt eine ganz neue Reaktion, von der dann zu entscheiden ist, ob sie als »direkte Anpassung« gelten kann oder nicht.

und andre Parasiten auf ganz neue Wirte überwandern, so zeigt sich darin nicht die Fähigkeit zu direkter Anpassung, also zur sofortigen Schaffung einer ganz neuen Akkommodation, sondern es wurden die in der Konstitution des Organismus begründeten Grenzen der Anpassungsbreite zufällig nicht überschritten. Besonders die aktiven Organe sind häufig imstande, sich an neue Situationen anzupassen, indem sie die Art ihrer Bewegungen etwas ändern. Die Tiere werden dabei geleitet von ihrem Erhaltungstrieb, d. h. von der Fähigkeit zwischen angenehmen und unangenehmen Zuständen unterscheiden zu können. Sie bewegen das betreffende Organ so lange hin und her und probieren alle Möglichkeiten aus, bis das Gefühl der Unbehaglichkeit beseitigt ist, ohne aber dabei eine ganz neue Art der Bewegung auszuführen. Ich erinnere an die Versuche von Preyer (über die Bewegungen der Seesterne, Mitt. Zool. Stat. Neapel 1886, VII), welcher Seesterne mit fünf Nadeln in den Armwinkeln auf der Unterlage festklemmte. Sie probierten durch alle möglichen Bewegungen sich aus dieser Zwangslage zu befreien, bis es ihnen in vielen Fällen nach ein- oder mehrstündigen Bemühungen gelang, sämtliche Arme zwischen dieselben zwei Nadeln hindurchzuschieben. Preyer stellte ferner fest — und seine Angaben sind von Glaser (Movement and problem solving in *Ophiura brevispina*, Journ. experim. Zoology, IV, 1907) bestätigt worden —, daß ein Schlangenstern, dessen Arm von einem Stück Gummischlauch umhüllt worden ist, ihn auf die verschiedenste Weise zu entfernen weiß: durch Reibung am Boden, durch Schleuderbewegung des Armes, durch Herausziehen des Armes, indem die andern Arme den Schlauch festhalten, durch Abstreifen mit Hilfe der Nachbararme, endlich durch Selbstamputation. Wenn man einem Weberknecht (*Phalangium*) nach und nach die Beine ausreißt bis auf drei, sogar bis auf zwei derselben Seite, so bleibt das Tier trotzdem noch etwas bewegungsfähig, indem es die Beine so setzt, daß sie den Körper emigermaßen tragen. Roux (Verh. anat. Ges. 1902, Suppl. Anat. Anzeiger) berichtet über eine Dogge, welche ohne Vorderbeine geboren wurde, und über einen Foxterrier, dem diese künstlich bald nach der Geburt entfernt wurden. Die Tiere lernten sich durch kanguruartiges Hupfen fortzubewegen, was zur Folge hatte, daß die Tibia größer wurde als der Femur. Houssay (1907) ernährte Hühner durch sechs Genera-

tionen mit Fleisch und fand, daß der Oberschnabel von Generation zu Generation größer wurde und sich wie ein Raubtierschnabel hakenförmig überbog, weil die Tiere zugleich mit der weicheren Kost weniger Steine am Boden aufpickten. Die Krallen der Hähne verlängerten sich, weil sie weniger zum Scharren gebraucht wurden, so stark, daß die Hennen mit einem baumwollenen Rückenküraß bedeckt werden mußten, um bei der Kopula nicht verletzt zu werden. Bei allen Vögeln treten solche Vergrößerungen ein, wenn die Hornteile nicht abgenutzt werden; man kann also in diesem Falle nicht von einer neuen Anpassung sprechen. Hofer (Allgem. Fischereizeitg. 1904, S. 31) beobachtete drei Karpfen und Schiemenz (SB. nat. Freunde Berlin 1897, 16. Nov.) und Fehlmann (Rev. d. Hydrobiol. Suppl. IV, 1912) je einen, welche infolge von Verletzungen ein verwachsenes Maul bekommen hatten, trotzdem aber über 2 Jahre alt wurden, indem sie durch die Kiemendeckelbewegungen und durch Saugen Nahrung durch die Kiemenspalten hindurch aufzunehmen wußten. In allen diesen Fällen befand sich der Organismus in einer ganz neuen und eigenartigen Notlage und wurde ihr auch gerecht. Trotzdem wäre es unrichtig, hierin Beweise von direkter Anpassung zu sehen, denn die Tiere bedienten sich keiner neuen Mittel, sondern sie verwerteten nur die altererbten: jeder Knochenfisch preßt das Wasser in umgekehrter Richtung weiter, wenn er Gegenstände ausspucken will.

Die Lehre von der »direkten Anpassungsfähigkeit« der Organismen ist seit Lamarck von vielen Naturforschern, namentlich von Botanikern, vertreten worden, aber ohne daß sie, abgesehen von Darwin und Detto, klar erkannt hätten, daß man von direkter Anpassung nur dann sprechen kann, wenn bei allen Individuen eine neue (nicht ererbte) nützliche Reaktion als Antwort auf ganz neue Lebensbedingungen erfolgt. Ein diesbezügliches Experiment setzt also voraus, daß zahlreiche Individuen geprüft wurden und daß sie alle oder fast alle gleich reagierten. Ich nenne hier nur Eimer, Romanes, Lloyd Morgan, Th. Morgan, Cunningham, Osborn, Henslow, Nägeli, Warming, Schwendener, Wolff und die ganze Schule der Vitalisten. Warming (1896, S. 378) behandelt diese Frage meines Erachtens nicht mit genügender Kritik, wenn er in seinem sonst so vortrefflichen Lehrbuch der ökolo-

gischen Pflanzengeographie von der Annahme ausgleit, »daß die Pflanzen eine besondere, angeborene Kraft oder Fähigkeit besitzen, sich an die gegebenen neuen Verhältnisse direkt anzupassen, d. h. auf eine für das Leben nützliche Weise in Übereinstimmung mit den neuen äußeren Lebensbedingungen zu variieren ... (Selbstregulierung oder direkte Anpassung)« und wenn er behauptet: »die direkte Anpassung ist sicherlich einer der mächtigsten Entwicklungsfaktoren der organischen Welt«. Seien wir uns die von Warming zitierten Beispiele an, so ist darunter nicht eins, welches außerhalb des Rahmens der angeborenen Variationsbreite läge, und sie sind daher zur Entscheidung der Frage überhaupt nicht geeignet. In jungster Zeit ist noch ein anderer verdienstvoller Botaniker, R. v. Wettsstein (1903), für »direkte Anpassungen« bei Pflanzen eingetreten, aber auch dieser ist in der Wahl seiner Beispiele nicht kritisch<sup>1</sup>. Wenn z. B. vikanierende Arten (S. 14) in benachbarten Arealen voneinander etwas abweichen, so liegt es zwar sehr nahe, die geringen Unterschiede als direkte Bewirkungen anzusehen, aber deshalb brauchen sie noch nicht Anpassungen, d. h. nutzliche Einrichtungen zu sein. Dasselbe gilt für die Unterschiede nahverwandter Arten, je nachdem sie auf Kalkboden oder Kiesboden gewachsen sind (S. 16). Ebenso wenig beweisend sind die Konvergenzerscheinungen, vielmehr sprechen gerade diese sehr für Selektion, denn man kann nicht annehmen, daß z. B. die Lichtfülle und der Sandboden der Wüste auf Organismen der verschiedenartigsten Konstitution (Löwen, Vögel, Eidechsen, Heuschrecken) direkt in der gleichen Weise eingewirkt und ihnen dieselbe schützende Farbung verliehen haben. Wenn nach Pasteur das Huhnercholerabakterium unter dem Einflusse von Sauerstoffzutritt seine Viru-

<sup>1</sup> Dasselbe gilt für die Arbeit von Holtermann (1907, Schlußkapitel, S. 208, 241). Werden gewisse Pflanzen der Mangroveregion in gewöhnlichen, nichtsalzigen Boden verpflanzt, so verlieren die Blätter die Schutzanpassungen gegen zu starke Verdunstung, welche sie an der Meeresküste nötig haben, damit das Wasser nicht schneller abgegeben wird, als es durch die Wurzeln aufgenommen werden kann. *Rhizophora mucronata* erhält statt der dicken Kutikula eine sehr dunne, und die eingesenkten Spaltöffnungen rücken an die Oberfläche. Da die Vegetation des Strandes zweifellos von der des Binnenlandes abstammt, so handelt es sich hier um eine atavistische Reaktion, aber nicht um eine direkte Anpassung. Holtermann hat das eigentliche Problem gar nicht erfaßt.

tionen mit Fleisch und fand, daß der Oberschnabel von Generation zu Generation größer wurde und sich wie ein Raubtierschnabel hakenförmig überbog, weil die Tiere zugleich mit der weicheren Kost weniger Steine am Boden aufpickten. Die Krallen der Hähne verlängerten sich, weil sie weniger zum Scharren gebraucht wurden, so stark, daß die Hennen mit einem baumwollenen Rückenküraß bedeckt werden mußten, um bei der Kopula nicht verletzt zu werden. Bei allen Vögeln treten solche Vergrößerungen ein, wenn die Hornteile nicht abgenutzt werden; man kann also in diesem Falle nicht von einer neuen Anpassung sprechen. Hofer (Allgem. Fischereizeitg. 1904, S. 31) beobachtete drei Karpfen und Schiemenz (SB. nat. Freunde Berlin 1897, 16. Nov.) und Fehlmann (Rev. d. Hydrobiol. Suppl. IV, 1912) je einen, welche infolge von Verletzungen ein verwachsenes Maul bekommen hatten, trotzdem aber über 2 Jahre alt wurden, indem sie durch die Kiemendeckelbewegungen und durch Saugen Nahrung durch die Kiemenspalten hindurch aufzunehmen wußten. In allen diesen Fällen befand sich der Organismus in einer ganz neuen und eigenartigen Notlage und wurde ihr auch gerecht. Trotzdem wäre es unrichtig, hierin Beweise von direkter Anpassung zu sehen, denn die Tiere bedienten sich keiner neuen Mittel, sondern sie verwerteten nur die altererbten: jeder Knochenfisch preßt das Wasser in umgekehrter Richtung weiter, wenn er Gegenstände ausspucken will.

Die Lehre von der »direkten Anpassungsfähigkeit« der Organismen ist seit Lamarck von vielen Naturforschern, namentlich von Botanikern, vertreten worden, aber ohne daß sie, abgesehen von Darwin und Desso, klar erkannt hätten, daß man von direkter Anpassung nur dann sprechen kann, wenn bei allen Individuen eine neue (nicht ererbte) nützliche Reaktion als Antwort auf ganz neue Lebensbedingungen erfolgt. Ein diesbezügliches Experiment setzt also voraus, daß zahlreiche Individuen geprüft wurden und daß sie alle oder fast alle gleich reagierten. Ich nenne hier nur Eimer, Romanes, Lloyd Morgan, Th. Morgan, Cunningham, Osborn, Henslow, Nägeli, Warming, Schwendener, Wolff und die ganze Schule der Vitalisten. Warming (1896, S. 378) behandelt diese Frage meines Erachtens nicht mit genügender Kritik, wenn er in seinem sonst so vortrefflichen Lehrbuch der ökolo-

gischen Pflanzengeographie von der Annahme ausgeht, »daß die Pflanzen eine besondere, angeborene Kraft oder Fähigkeit besitzen, sich an die gegebenen neuen Verhältnisse direkt anzupassen, d. h. auf eine für das Leben nützliche Weise in Übereinstimmung mit den neuen äußeren Lebensbedingungen zu variieren ... (Selbstregulierung oder direkte Anpassung)« und wenn er behauptet: »die direkte Anpassung ist sicherlich einer der wichtigsten Entwicklungsfaktoren der organischen Welt«. Sehen wir uns die von Warming zitierten Beispiele an, so ist darunter nicht eins, welches außerhalb des Rahmens der angeborenen Variationsbreite läge, und sie sind daher zur Entscheidung der Frage überhaupt nicht geeignet. In jüngster Zeit ist noch ein anderer verdienstvoller Botaniker, R. v. Wettstein (1903), für »direkte Anpassungen« bei Pflanzen eingetreten, aber auch dieser ist in der Wahl seiner Beispiele nicht kritisch<sup>1</sup>. Wenn z. B. vikariierende Arten (S. 14) in benachbarten Arealen voneinander etwas abweichen, so liegt es zwar sehr nahe, die geringen Unterschiede als direkte Bewirkungen anzusehen, aber deshalb brauchen sie noch nicht Anpassungen, d. h. nutzliche Einrichtungen zu sein. Dasselbe gilt für die Unterschiede nahverwandter Arten, je nachdem sie auf Kalkboden oder Kiesboden gewachsen sind (S. 16). Ebenso wenig beweisend sind die Konvergenzerscheinungen, vielmehr sprechen gerade diese sehr für Selektion, denn man kann nicht annehmen, daß z. B. die Lichtfülle und der Sandboden der Wüste auf Organismen der verschiedenartigsten Konstitution (Löwen, Vögel, Eidechsen, Heuschrecken) direkt in der gleichen Weise eingewirkt und ihnen dieselbe schützende Färbung verliehen haben. Wenn nach Pasteur das Hühnercholerabakterium unter dem Einflusse von Sauerstoffzutritt seine Viru-

<sup>1</sup> Dasselbe gilt für die Arbeit von Holtermann (1907, Schlußkapitel, S. 208, 241). Werden gewisse Pflanzen der Mangrovereigion in gewöhnlichen, nichtsalzigen Boden verpflanzt, so verlieren die Blätter die Schutzanpassungen gegen zu starke Verdunstung, welche sie an der Meeresküste notig haben, damit das Wasser nicht schneller abgegeben wird, als es durch die Wurzeln aufgenommen werden kann. *Rhizophora mucronata* erhält statt der dicken Kutikula eine sehr dünne, und die eingesenkten Spaltöffnungen rücken an die Oberfläche. Da die Vegetation des Strandes zweifellos von der des Binnenlandes abstammt, so handelt es sich hier um eine atavistische Reaktion, aber nicht um eine direkte Anpassung. Holtermann hat das eigentliche Problem gar nicht erfaßt.

lenz einbüßt, so vermag ich hierin keine Anpassung zu sehen (S. 18), und wenn Hefepilze durch hohe Temperaturen ihre Sporenbildung verlieren, so ist dies eher eine schädliche Veränderung. Die Schübelerschen Experimente beweisen ebenfalls keine Fähigkeit der direkten Anpassung, denn wenn Getreidesamen, die von Niederungspflanzen stammen, im Gebirge ausgesät werden, so werden nur solche Körner keimen, die auf Grund ihrer Konstitution für die neuen Verhältnisse geeignet sind, die übrigen gehen zugrunde, ebenso wie von 500 Seepferdchen, die von Rovigno nach dem Berliner Aquarium gesandt werden, vielleicht nur 150 längere Zeit am Leben bleiben. Wettstein braucht also, ähnlich wie Haeckel, den Begriff der direkten Anpassung in viel zu weitem Sinne, während man nur dann von einer solchen sprechen kann, wenn durch direkte Bewirkung eine zweifellos nützliche Einrichtung geschaffen worden ist. Damit wird auch seine Schlußfolgerung hinfällig, »daß durch unermeßliche Zeiträume fortwirkende direkte Anpassung die allmählich steigende Organisationshöhe bewirkte«. Die von ihm erwähnten Beispiele beweisen nur den verändernden Einfluß, welchen neue Existenzbedingungen ausüben, aber nicht die Entstehung nützlicher Einrichtungen ohne Mitwirkung der Selektion, zumal nicht solcher von komplizierter Natur, wie etwa der Flugeinrichtungen vieler Samen und der Anpassungen der Blüten an Insekten.

Auf der andern Seite stehen die strengen Selektionisten, welche die Möglichkeit einer direkten Anpassung rundweg bestreiten. So schreibt z. B. Spengel (1898, S. 16): »Offenbar kann die Entstehung der Fettschicht oder der Wegfall des Haarkleids der Walfische ebensowenig durch die Einwirkung des Meerwassers auf diese Teile hervorgerufen werden, wie durch Übung. ... Es ist gerade der neueren Forschung durch Anwendung systematisch angestellter Versuche gelungen, manche durchaus beständige und zum Teil recht komplizierte Wirkungen äußerer Einflüsse nachzuweisen. Ja, ich nehme durchaus keinen Anstand, zuzugeben, daß viele Eigenschaften an Tieren und Pflanzen immer und ausnahmslos nur auf solche Weise entstehen. Bleiben gewisse Einwirkungen während der Entwicklung eines Tieres aus oder werden sie durch andre ersetzt, so muß die Folge davon sein, daß das betreffende Individuum in gewissen Eigenschaften von andern seiner Art abweicht. Aber

Anpassungen kommen auf solche Weise nicht zustande. Dies anzunehmen haben wir keinen Anhalt. « Weismann (1912, II, S. 221) spricht sich ganz ähnlich aus: »Abänderungen sind noch keine Anpassungen, diese letzteren aber können niemals bloß durch direkte Wirkung auf das Keimplasma zustande kommen. Welcher direkte Einfluß auf das Keimplasma wäre wohl imstande, die Hinterbeine eines Saugers lang und stark, zugleich aber die Vorderbeine desselben kurz und schwach zu machen? Offenbar weder stärkere noch schwächere Ernährung, weder höhere noch niedere Temperatur — kurz kein direkter Einfluß, weil jeder das ganze Keimplasma trifft, also unmöglich zwei homologe Determinantengruppen in entgegengesetzter Weise beeinflussen kann. Dies wird, so scheint mir, nur dadurch möglich, daß die günstigen zufälligen Keimesvariationen der Hinterbeine und der Vorderbeine durch Amphimixis in ein Individuum zusammengetragen werden.« Diese Beweisführung ist keineswegs überzeugend. Wenn durch intermittierende Kalte eine bestimmte Gruppe von Schmetterlingschuppen verändert wird, während andre »homologe« nicht abandern, so kann auch ein äußerer Reiz Vorder- und Hinterbeine divergent beeinflussen. Am nächsten liegt natürlich in einem solchen Falle die Annahme, daß die direkte Wirkung verschiedenartigen Gebrauchs die Ursache ist.

Endlich sei hier noch auf Dettlo (1904) hingewiesen, welcher in seiner ausgezeichneten Arbeit das Problem zuerst grundlich und klar behandelt hat und zu dem Schluße gelangt, daß eine Fähigkeit zu direkter Anpassung nicht vorhanden ist. Wo der Anschein einer solchen vorliegt, hat die »potentielle Variationsbreite« dafür gesorgt, daß die mit zwingender Notwendigkeit kausalmechanisch erfolgende Reaktion auf den Reiz zufällig nach der zweckmäßigen Seite erfolgte.

Mein eigner Standpunkt deckt sich im wesentlichen mit dem Dettloschen, und trotzdem möchte ich ihn anders ausdrucken. Ich gebe die Möglichkeit einer direkten Anpassung zu, weil es wahrscheinlich ist, daß in manchen Fällen

1. alle Individuen der betreffenden Art, wenn sie in eine ganz neue Situation gelangen, im wesentlichen gleich reagieren, d. h. die individuellen Unterschiede der Reaktion fallen für das Verhältnis zum Kampf ums Dasein nicht ins Gewicht;

2. die Art der Reaktion völlig neu ist, also nicht in den Rahmen der ererbten Variationen hineinfällt, mag sie nun als morphologische Neubildung oder als physiologische Funktionsänderung (Produktion eines neuen oder veränderten Sekrets, einer neuen Bewegungsweise u. dgl.) sich äußern;
3. die Reaktion zufällig nach der nützlichen Seite ausschlägt.

Sind diese drei Bedingungen erfüllt, so liegt nach unsrer Begriffsbestimmung eine direkte Anpassung vor. Aber es muß betont werden, daß solche direkten Anpassungen zweifellos nur sehr selten auftreten, und daß in der überwiegenden Mehrzahl die Anpassung auf indirektem Wege unter Mithilfe der Selektion erfolgt, denn die Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter, der zoologischen Gärten und der Entwicklungsphysiologen beweisen immer und immer wieder, daß sehr viele Versuchsobjekte eingehen, wenn man einen tiefgreifenden Wechsel in der Ernährung oder in den äußereren Bedingungen (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit usw.) vornimmt. Begnügt man sich aber mit einer geringen Modifikation der gewohnten Existenzverhältnisse, so tritt überhaupt keine neue Variation ein, sondern der Organismus benutzt die Reserven seiner während einer langen phyletischen Vergangenheit erworbenen Variationsbreite. Wenn von der zoologischen Station in Rovigno Meestiere aller Art in großen Blechtrommeln nach dem Berliner Aquarium gesandt werden, so kommt ein großer Teil tot an, und viele andre sterben in den ersten Tagen unter den neuen Verhältnissen des künstlichen Seewassers und der künstlichen Luftzufuhr. Von Hunderten von Actinien bleiben nur wenige am Leben, aber diese halten sich dann oft viele Monate. Es sind die zufällig in ihrer Organisation und Lebenskraft begünstigten Individuen. Ich weiß kein wirklich sicheres Beispiel von direkter Anpassung zu nennen, obwohl ich mich redlich danach umgesehen habe. Stets wird die Anpassung an neue und erheblich andre Existenzbedingungen durch ein großes Verlustkonto erkauft. Ich hielt früher die Versuche von Bonnier für beweisend, welcher zeigte, daß, wenn man gewisse Pflanzen der Ebene halbiert und die eine Hälfte in den Alpen kultiviert, diese in kurzer Zeit den bekannten zweckmäßigen Bau der Hochgebirgsplanten annimmt. »Die Blätter sind kleiner, dicker, fester und dichter in ihrem Bau, ärmer an Luft und reicher an

Chlorophyll, dunkelgrün. Sie zerlegen in derselben Zeit viel mehr Kohlensäure als die entsprechenden, in der Ebene gewachsenen Teile. Sie sind dem herrlichen Licht und dem kurzen Sommer der Alpen genau angepaßt (zitiert nach de Vries 1901, S. 102). Neuerdings sind mir aber Zweifel gekommen, ob nicht in diesem Falle, wie bei der Höhenanpassung der Sauger (siehe oben), nur Reaktionen ausgelöst werden, die zuweilen auch in der Ebene vorkommen. Wenn ich trotzdem die Möglichkeit der direkten Anpassung zugebe, so geschieht es, weil nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit die kausalmechanisch bedingten Variationen ab und zu auch einmal nutzlich sein werden. Geht eine Raupe auf eine andre Futterpflanze über und erhält dadurch eine etwas andre Farbung, so kann dies eine indifferente Veränderung, eine Verschlechterung oder Verbesserung bedeuten. Die Chancen für die letztere Möglichkeit sind wohl meist geringer als für die beiden andern, aber bei einer großen Zahl von Fällen muß der Zufall auch ab und zu im günstigen Sinne entscheiden. Ebenso kann die Flughaut der Flugbeutler, des *Galopithicus* usw., durch direkten, korrelativ von den Armen ausgehenden Reiz entstanden sein, da diese beim Springen stets gespreizt werden. Bei den Walen kann das Wasser direkt die Haut und das subkutane Bindegewebe affiziert und Haarverlust und Fettschicht bewirkt haben. Denselben Standpunkt hat in dieser schwierigen Frage Darwin eingenommen; er gibt die Möglichkeit der direkten Anpassung zu, meint aber, die größere Wahrscheinlichkeit spreche für die Mitwirkung der Zuchtwahl. Ich zitiere folgende charakteristische Stelle aus Var. II, S. 474: »Es ist z. B. möglich, daß die Füße unserer Wasserhunde und jener amerikanischen Hunde, welche viel auf Schnee zu laufen haben, zum Teil dadurch mit Bindegütern versehen worden sind, daß beständig ein Reiz auf ihre Zehen gewirkt hat, der sie ausgespreizt hat. Es ist aber viel wahrscheinlicher, daß die Bindegürtel wie die Membran zwischen den Zehen gewisser Tauben spontan auftrat und später dadurch vergrößert wurde, daß die besten Schwimmer und die besten Schneelaufser viele Generationen hindurch erhalten worden sind. Ein Züchter, welcher die Größe seiner Bantams oder Burzeltauben zu verringern wünscht, wird nie daran denken, sie hungrig zu lassen, sondern würde die kleinsten Individuen auswählen, welche spontan auftreten. Es werden zuweilen Säugetiere

ohne Haare geboren, und es sind haarlose Rassen gebildet worden; aber es ist kein Grund zur Annahme vorhanden, daß dies durch ein heißes Klima verursacht wurde. Innerhalb der Wendekreise bewirkt die Wärme, daß die Schafe ihre Vließe verlieren, und auf der andern Seite wirkt Feuchtigkeit und Kälte als ein direkter Reiz auf das Wachstum der Haare. Es ist indes möglich, daß diese Veränderung nur ein weiter getriebener Fall des regelmäßigen jährlichen Haarwechsels sein mag; und wer möchte zu entscheiden wagen, inwieweit dieser jährliche Wechsel oder der dicke Pelz arktischer Tiere, oder wie ich hinzufüge, deren weiße Farbe von der direkten Wirkung eines strengen Klimas und wie weit von der Erhaltung der am besten geschützten Individuen während einer langen Reihe von Generationen abhängt. «

Wenn ich demnach mit Darwin die Möglichkeit direkter Anpassungen zugebe, so muß ich doch besonders betonen, daß auf diesem Wege nie komplizierte Anpassungen entstehen konnten, weil hierzu eine ganze Kette zweckmäßiger Variationen gehört (vgl. S. 95 ff.). Ferner sei noch bemerkt, daß, wenn für die direkten Anpassungen die Selektion als ursächliches Moment auch nicht in Betracht kommt, sie trotzdem als beschleunigendes Mittel eine Rolle spielt. Denn wenn eine Art abändert nach einer nützlichen Richtung, so wird es unter den zahlreichen Individuen stets einige geben, welche nur unvollkommen diese Variation besitzen und daher im Intraspezialkampf unterliegen. Als der *Birgus latro* ans Land ging, um sich der abgefallenen Kokosnüsse zu bemächtigen, trockneten die Kiemen ein, und das Blut breitete sich über denselben an der Innenfläche der Mantelhöhle aus und führte so zu einer Art Lungenatmung. Man kann hierin eine direkte Anpassung an die neue Lebensweise sehen, und wenn diese rasch zum Gemeingut der Art wurde, so wird hierbei die Selektion insofern mitgewirkt haben, als sie alle Exemplare ausmerzte, welche jene Anpassung nur unvollkommen erwarben.

#### 4. Die verschiedenen Versuche zur Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit.

Die Wunderwelt der Anpassungen hat den Menschen immer wieder so sehr mit Staunen erfüllt, daß die Frage nach ihren Entstehungsursachen sich mit elementarer Gewalt aufdrängte und nach Antwort

heischte. Diese Erklärungsversuche sind sehr verschieden ausgefallen, da sie außerordentlich abhängen von der philosophischen Schulung und den naturwissenschaftlichen Kenntnissen des betreffenden Forschers. Ich unterscheide vier Kategorien, deren Gegensätze im folgenden geschildert werden sollen, nämlich den theologischen, den vitalistischen, den lamarckistischen und den selektionistischen Erklärungsversuch. Von diesen sind meines Erachtens die ersten beiden bei dem gegenwärtigen Stande der Naturwissenschaften völlig unhaltbar, während der lamarckistische zum Teil, der selektionistische in vollem Umfange berechtigt ist.

#### A. Die theologische Erklärung.

Sie sieht in den Anpassungen den Beweis für die Liebe und Güte des Schöpfers, welcher alle Organismen auf das zweckmäßigste eingerichtet hat. Im 18. Jahrhundert war eine derartige Naturbetrachtung unter den Naturforschern weit verbreitet. Ich erinnere z. B. an Ch. C. Sprengels berühmtes Werk: „Das entdeckte Geheimnis der Natur in Bau und Befruchtung der Blumen“ (Berlin 1793), in dem überall der »große Urheber der Natur« und der »Blumenschöpfer« gepriesen wird. Diesen Naturforschern war die Natur in der Tat eine »Genüts- und Augenergötzung«. Die moderne Naturwissenschaft kann eine solche Erklärung nicht annehmen, denn sie rechnet nur mit den jederzeit nachweisbaren und unsrer Beobachtung zugängigen Naturkräften und den aus ihnen sich logisch ergebenden Schlüssen; sie muß daher jede metaphysische Spekulation auf das scharfste zurückweisen, d. h. alle solche Schlüsse meiden, die ganz losgelöst sind von jeglicher Erfahrung. Dazu kommt weiter, daß die theologische Naturphilosophie, wenigstens in ihrer Hauptform, dem Theismus, nicht auf die Annahme willkürlicher Eingriffe des Schöpfers in das Weltgeschehen verzichten kann, während die Naturwissenschaften auf der Grundanschauung beruhen, daß die Naturgesetze undurchbrechbar sind, daß also »Wunder« überhaupt nicht eintreten können (vgl. hierzu Plate, 1907, gegen Wasmann), denn diese Gesetze sind nicht der Materie wie ein wechselbares Kleid übergeworfen und ihr sekundär aufgeprägt, sondern sie sind nur der Ausdruck der Beziehungen, welche die Stoffe je nach ihrer Zusammensetzung und ihrer Quantität aufeinander ausüben müssen. Dagegen

verwickelt sich der Naturforscher nicht in Widersprüche, wenn er an eine höchste geistige Prinzip (Gott) als den letzten, nicht weiter analyzierbaren Urgrund alles Seins glaubt, welcher Kraft und Stoff bzw. die Naturgesetze planmäßig so eingerichtet hat, daß sich die Welt harmonisch weiter entwickeln muß. In dieser deistischen Auffassung liegt, wie mir scheint, die einzige Möglichkeit einer Aussöhnung zwischen Mechanismus und Theologie. Gott hat, wie man zu sagen pflegt, die Weltuhr zweckmäßig eingerichtet und aufgezogen, und jetzt geht sie ihren Gang, ohne daß der Uhrmacher weiter einzugreifen braucht. Selbstverständlich ist ein solcher Glaubenssatz selbst metaphysischen Inhalts und liegt daher außerhalb der exakten Naturwissenschaft. Er befriedigt auch nicht, weil das zu Erklärende auf ein noch größeres Rätsel zurückgeführt wird.

### B. Die vitalistische Erklärung.

Die Vitalisten, als deren moderne Hauptvertreter Driesch, Reinke, E. von Hartmann, v. Bunge, G. Wolff, K. C. Schneider, Pauly, Francé, A. Wagner, Coßmann, Rádl hier genannt sein mögen, suchen die Anpassungen aus einer den Organismen innenwohnenden Zielstrebigkeit zu erklären, über deren Entstehung und Natur die Meinungen freilich erheblich differieren. Hand in Hand geht damit die Anschauung, daß ein fundamentaler Gegensatz die belebte und die tote Körperwelt trennt. Der Vitalismus ist keine einheitliche, in sich geschlossene Weltanschauung, sondern unter seiner Flagge scharen sich alle diejenigen, welchen die kausalmechanische Naturauffassung und die Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit aus der Variabilität und dem Selektionsprinzip nicht genügt. Der Vitalismus will, wie einer seiner Vertreter sich kürzlich äußerte: »alle mehr in die Tiefe dringenden, nach neuen Prinzipien tastenden Bestrebungen zusammenfassen«. Hiergegen ist an sich gewiß nichts einzuwenden. Obwohl ich entschiedener Antivitalist bin und nicht glaube, daß die neue Richtung unsre Naturerkenntnis bis jetzt gefördert hat, ist sie doch insofern mit Freuden zu begrüßen, als sie die großen Probleme des Lebens in den Vordergrund des Interesses gerückt hat. Sind neue Resultate und Wege des Verständnisses dabei bis jetzt nicht gezeigt worden, so ergibt sich um so mehr

die Notwendigkeit, am Selektionsprinzip so lange festzuhalten, bis eine tiefere Einsicht uns eventuell auch über dieses erhebt. Eine ausführliche Darstellung des Vitalismus soll hier nicht gegeben werden, doch darf ich nicht auf eine Kritik der Hauptsätze verzichten. Sie lassen sich in der folgenden Weise zusammenfassen. Die Vitalisten behaupten:

- I. Ein Organismus läßt sich nicht restlos durch die materiellen Kräfte erklären, weder gegenwärtig noch in Zukunft; daraus folgt die Notwendigkeit eines unmateriellen, nichtmechanischen Erklärungsprinzips.
- II. Es besteht ein absoluter Gegensatz zwischen der toten und der belebten Körperwelt; in jener herrscht nur Kausalität, in dieser Kausalität und eine besondere Gesetzmäßigkeit.
- III. Die Eigengesetzmäßigkeit äußert sich darin, daß jeder organische Prozeß final (teleologisch) verläuft, d. h. von immanenter Zweckmaßigkeit beherrscht wird.
- IV. Als Ursache dieser Finalität wird angesehen, sofern die Vitalisten nicht auf die Lösung des Problems verzichten; entweder:
  - a) ein metaphysischer Faktor von Driesch, Reinke, v. Hartmann = Transzental- oder eigentlicher Vitalismus, oder
  - b) ein psychischer Faktor von Pauly, Francé, Schneider u. a. = Psychovitalismus.

Die Psychovitalisten haben nur dann das Recht sich »Vitalisten« zu nennen, wenn sie die Psyche als etwas Immaterielles auffassen, was keineswegs für alle zutrifft. Wer wie Pauly und Francé annimmt, daß psychische Erscheinungen immer an materielle Vorgänge gebunden sind und kausalmechanisch von ihnen abhängen, ist kein echter Vitalist, denn die Gegensätze Mechanismus und Vitalismus bleiben nur scharf, wenn damit gesagt wird, daß materielle bzw. immaterielle Kräfte das Leben beherrschen.

Ad. I. Die erste dieser vitalistischen Thesen deckt sich zum Teil mit den Ansichten der Mechanisten. Kein Naturforscher wird ernstlich behaupten, daß es gegenwärtig möglich sei, auch nur den einfachsten Lebensprozeß, etwa die Bildung einer Kutikula oder des Speichels, vollständig auf chemische oder physikalische Gesetze zurückzuführen, und

selbst der enragierteste Optimist aus dem antivitalistischen Heerlager würde wohl kaum annehmen, daß in absehbarer Zeit auch die psychischen Phänomene mechanisch erklärbar sein werden. Die Gründe hierfür liegen auf der Hand: Chemie und Physik sind selbst zurzeit noch unvollkommene Wissenschaften und reichen daher nicht aus zum vollen Verständnis des Kompliziertesten, was die Natur geschaffen hat, der Lebewesen. Der ganze Streit zwischen Mechanismus und Vitalismus ist, von diesem Standpunkte aus betrachtet, überflüssig, da von beiden Seiten ein Wechsel auf die Zukunft präsentiert wird und niemand voraussehen kann, in welche Tiefen des Verständnisses uns Physik und Chemie nach Tausenden von Jahren weiterer Forschung führen werden. Die Mechanisten leugnen aber die Notwendigkeit eines neuen, nichtmechanischen Erklärungsprinzips, und die sich teilweise schroff widersprechenden Behauptungen der Vitalisten können sie in dieser Auffassung nur bestärken. Sie sagen mit Recht, wir finden überall im Organismus chemische und physikalische Prozesse, und jeder Lebensvorgang, der uns einigermaßen verständlich geworden ist, hat sich uns nur dadurch erschlossen, daß er sich chemisch-physikalisch analysieren ließ. Jede tiefere Einsicht in organisches Geschehen beruht also auf diesen beiden Grundwissenschaften, und wo sie nicht angewandt werden, beschränkt sich die Biologie auf rein äußerliche Beschreibung. Daher haben wir keinen Grund, diese erprobte Forschungsmethode irgendwie zu ändern. Die psychischen Erscheinungen bieten keine Möglichkeit, um zu einem tieferen Verständnis der Organismen vorzudringen, obwohl es sicher ist, daß in ihnen der wesentlichste Unterschied und Gegensatz zwischen der belebten und der toten Körperwelt zum Ausdruck kommt. Jeder lebende Organismus empfindet, während die tote Materie diese Fähigkeit nicht besitzt. Aber selbst die Äußerungen unsrer eignen Psyche, die uns doch besser bekannt sind als die irgend eines andern Lebewesens, sind uns in der Art ihrer Entstehung völlig rätselhaft und daher ganz ungeeignet, die Ursachen irgendwelcher anderer organischer Erscheinungen unsres Leibes, etwa des Wachstums oder der Drüsenabsonderung, aufzudecken; und von der Psyche der Tiere und Pflanzen wissen wir noch viel weniger, so daß psychologische Erklärungen für diese erst recht nicht befriedigen. Der Befruchtungsprozeß wird dadurch nicht ver-

ständlich, daß man sagt, der Samenfaden »will« in das Ei eindringen, sondern nur durch den Nachweis chemischer Reize, welche ihn zum Eindringen zwingen. Mit »Gefühlen« und »Bedürfnissen« erklärt man keinen physiologischen Prozeß, sondern nur durch den Nachweis der chemisch-physikalischen Bedingungen, welche vorhanden sein müssen, damit eine Reaktion eintritt.

Ad. II. Nach der zweiten These der Vitalisten besteht ein absoluter, unüberbrückbarer Gegensatz zwischen der anorganischen und der organischen Welt darin, daß jene von einer Gesetzmäßigkeit, der kausalen, diese von zwei Gesetzmäßigkeiten, der Kausalität und der Finalität, beherrscht werden, und zwar derart, daß beide sich nicht etwa gegenseitig beeinflussen und wie beim Parallelogramm der Kräfte zu einer Resultante vereinigen, sondern beide laufen ungestört nebeneinander her. Es ist klar, daß dann zwischen beiden eine »prästabilisierte Harmonie« herrschen muß, womit wir bei einem metaphysischen Element angelangt wären. Die mechanische Kausalität besagt, daß unter bestimmten Bedingungen eine bestimmte Änderung A stets eine bestimmte Änderung B hervorruft. Alles Geschehen ist demnach eindeutig, der vorhergehende Zustand, die Ursache, bedingt den nachfolgenden, die Wirkung. Die teleologische Finalität besagt, daß unter bestimmten Bedingungen die Ursache A sehr verschiedene Wirkungen haben kann, nämlich B oder C oder D . . . usw., und daß diejenige Wirkung erfolgt, welche unter den jeweiligen Umständen die zweckmäßigste ist. Das teleologische Geschehen ist demnach vieldeutig; die Wirkung hängt nicht allein von der Vergangenheit ab, sondern auch von der Zukunft, denn es besteht die Möglichkeit einer Wahl, und nur diejenige Wirkung tritt ein, welche Erfolg verspricht. Es ist einleuchtend, daß die Autonomie, die Besonderheit der Organismen, wenn sie überhaupt existiert, nicht darin bestehen kann, daß die Lebewesen gleichzeitig von Kausalität und Finalität regiert werden, denn ein Geschehen kann nicht in demselben Moment eindeutig und vieldeutig sein. Einstweilen haben wir aber keinen Grund, anzunehmen, daß ein teleologisches Prinzip die Lebewelt beherrscht, denn wir sehen *ceteris paribus* auf den gleichen Reiz immer die gleiche Reaktion folgen, ganz gleichgültig, ob sie zweckmäßig oder unzweckmäßig ist. Eine Ente verliert zur Mauserzeit plötzlich ihre Schwung,

federn und wird flugunfähig, einerlei, ob sie Gelegenheit hat, sich zwischen Röhricht zu verstecken, oder ob sie auf offenen Gewässern lebt. Ebenso ist es in allen andern Fällen. Ein Organismus hat nie die Möglichkeit der Wahl, sondern wird genau so unbedingt beherrscht von chemisch-physikalischen Gesetzen wie jeder tote Körper. Gerät er in irgendwelche Bedingungen, so hat er nicht die Wahl zwischen einer nützlichen, einer schädlichen oder einer indifferenten Reaktion, sondern die Kausalkette setzt sich nach einer bestimmten Richtung fort, und diese ist, wie tausendfältige Beobachtung lehrt, selir oft der Erhaltung des Lebens nicht dienlich, also unzweckmäßig.

Ad. III. Daraus ergibt sich schon die Unrichtigkeit der dritten vitalistischen These, daß jede organische Veränderung nach der nützlichen Seite sich vollzieht, selbst dann, wenn der Erfolg nicht ganz erreicht wird. Ein Lebewesen soll »zielstrebig« sein und die wunderbare Gabe besitzen, auf die blind waltenden anorganischen Kräfte seiner Umgebung so zu reagieren, wie es die Erhaltung des Lebens fordert. Freilich geben die Vitalisten zu, daß diese Kräfte zuweilen so übermächtig sind, daß das betreffende Tier oder die Pflanze trotz seiner an sich zweckmäßigen Reaktion zugrunde geht. Die Reaktion brauche nicht vollständig zu sein und überwinde deshalb nicht immer die schädlichen Reize, aber sie bewege sich stets in der Richtung auf das Zweckmäßige. Es ist sehr leicht nachzuweisen, daß ein solcher Trieb zur zweckmäßigen Reaktion nicht immer vorhanden ist, und daß die Lebensäußerungen sogar im normalen, nicht durch Krankheiten gestörten Zustande häufig genug unpraktisch sind. Eine Amöbe kommt mit einem Stein in Berührung; statt ihn ruhig liegen zu lassen, nimmt sie ihn in das Protoplasma auf, bewegt ihn einige Zeit unnütz in demselben umher und stößt ihn dann erst wieder aus. Ein Paramecium berührt irgend einen Körper, bleibt ruhig stehen und schlägt rastlos die Cilien des Mundtrichters; finden sich Bakterien an dem Gegenstand, so ist dieser Reflex zweckmäßig und befördert dieselben als Nahrung in die Mundöffnung, sehr oft fehlen sie aber, und der Reflex ist unzweckmäßig. Auf meinen Reisen an der Westküste von Südamerika bin ich einmal Zeuge eines merkwürdigen Schauspiels gewesen. Als ich auf der Santa Maria-Insel im Golfe von Arauco landen wollte, wimmelte der ganze

Strand von Tausenden von Riesentintenfischen (*Ommastrephes gigas*), die teils tot am Ufer lagen, teils im seichten Wasser sich umherbewegten. Diese letzteren schwammen nun stets gegen das Land zu, bis schließlich eine Brandungswoge sie aufs Trockene warf, anstatt zu versuchen, das tiefere Wasser wiederzugewinnen. Die Reflexe und desgleichen die Instinkte »irren sich« sehr häufig, d. h. sie treten in Aktion, wo sie direkt schädlich wirken, und nichts ist verkehrter als die Behauptung, ein Organismus reagiere unter normalen Umständen immer in einer der Erhaltung des Lebens dienlichen Weise (Brüten der Vögel auf unbefruchteten Eiern, Fressen der Jungen bei Saugern). Daß die Organismen unter neuen Verhältnissen und im krankhaften Zustande sehr oft unzweckmäßig reagieren, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung; jeder Leuchtturm, an dem Tausende von Vogeln und Insekten zugrunde gehen, jedes Krankenhaus, die toxikologischen Erscheinungen, die fehlerhaften Regenerationen, jeder Klumpfuß und jeder Wasserkopf beweisen dies. Die zahllosen schädlichen Reaktionen und Unvollkommenheiten im Bau, besonders die exzessiven Bildungen (siehe S. 515), machen es unmöglich, im vitalistischen Sinne von einer den Organismen immanenten Zweckmäßigkeit, von einem Triebe, immer nach der nützlichen Seite abzuwandern, zu sprechen. Die dysteleologischen Erscheinungen sind bei Pflanzen eben so häufig wie bei Tieren (gefüllte Blumen, kernlose Früchte; von 761 Kartoffelvarietäten, welche East (1908) studierte, warfen 487 = 67% ihre Blüten sehr oft schon als Knospen ab). An den fossilen Tieren sind unzweckmäßige Bildungen abgesehen von exzessiven Organen nicht leicht nachzuweisen, weil die Einzelheiten ihrer Lebensweise meist nicht genügend bekannt sind. Doch hat W. Kowalevsky gezeigt, daß eine Anzahl Paarhuergattungen aus dem Eozän und Oligozän ausgestorben sind, weil ihre Seitenzähne bei der Rückbildung auf die Unterseite von Carpus und Tarsus wanderten, wodurch die Beweglichkeit behindert wurde. Das Aussterben der Titanotherien führt Osborn darauf zurück, daß nur die Außenjoche der oberen Backzähne emporwuchsen, während die Innenjoche niedrig blieben. Abel (1912) spricht in solchen Fällen von »fehlgeschlagenen Anpassungen«, was ein Widerspruch in adjecto ist und wofür ich lieber »unzweckmäßige Entwicklungsrichtung« sagen würde.

Besonders ins Auge fallend sind die unzweckmäßig verlaufenden Regenerationen, welche gar nicht selten sind. Ein *Triton* bildet zwei neue Linsen in demselben Auge, wenn die Iris bei der Linsenextirpation an zwei Stellen verletzt wurde. Wird *Planaria lugubris* quer durchschnitten, so entsteht ein zweiter Kopf am Hinterende des vorderen Stückes; ebenso regeneriert ein kurzes Hinterende eines Regenwurms anstatt eines Kopfes einen Schwanz, Eidechsen erhalten zuweilen doppelte Schwänze, bei Krebsen kann statt des entfernten Auges eine Antenne sich bilden, und Teilstücke eines Tubularienstamms wachsen an jedem Pole in einen Polypen aus. Tornier (Arch. f. Entw.-Mech. 20, 1905, S. 76ff.) hat gezeigt daß, wenn bei Larven der Knoblauchskröte von der Anlage der Hinterextremität das obere Stück durch einen Schnitt abgetrennt wird, dieses dann zu einem neuen Becken mit zwei Hinterbeinen auswächst. Wird die Operation auf beiden Seiten ausgeführt, so entstehen regelmäßig Monstra mit sechs Hinterbeinen (Fig. 107). Die Regenerationsexperimente haben demnach mit aller Deutlichkeit gezeigt, daß auf jeden Wundreiz eine gesetzmäßige Reaktion erfolgt, die nicht selten höchst unzweckmäßig verläuft und daher direkt gegen eine vitalistische Deutung spricht. Daher sind auch, abgesehen von Driesch und Wolff, die Mehrzahl der auf diesem Gebiet tätigen Forscher (Roux, Morgan, Fischel, Klebs, Korschelt, Tornier u. a.) durchaus nicht Anhänger des Vitalismus geworden, sondern haben sich zum Teil sehr energisch gegen ihn ausgesprochen.

Die Regenerationserscheinungen sind gewiß häufig sehr merkwürdig und entziehen sich noch vielfach einer genaueren Beurteilung, aber sie sind im Prinzip nicht schwerer zu verstehen als jeder lokale Wachstumsprozeß, denn auch dieser spielt sich normalerweise harmonisch ab, d. h. mit steter Berücksichtigung des Gesamtorganismus. Daher ist es unrichtig, die Regenerationen als etwas ganz besonders Eigenartiges hinzustellen, welches die Annahme eines vitalistischen Prinzips verlange. Sehen wir doch, daß jede Substanz, welche zu wachsen vermag, auch in irgend einem Grade regenerationsfähig ist. Wenn auch dieses Vermögen bei den Kristallen im einzelnen sich anders abspielt wie bei den Organismen, so sind doch in der Hauptsache, der Wiederherstellung der ursprünglichen Form, alle Regenerationen einander gleichwertig. Nach

den schönen Untersuchungen von Przibram kann ein verletzter Kalialaunkristall in einer durch eine Ölschicht vor Verdunstung geschützten Mutterlauge sogar seine Gestalt reparieren, ohne dabei schwerer zu werden. Er rundet die Ecken etwas ab, löst einen Teil der Substanz an den

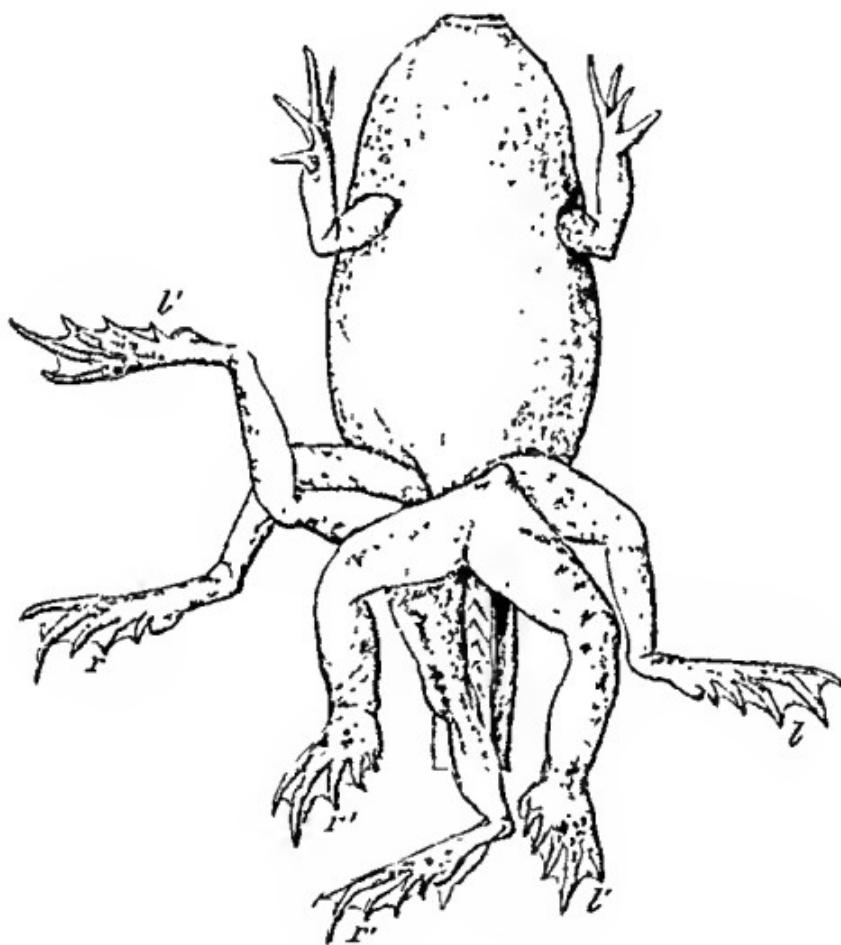


Fig. 107. Knoblauchskrote mit 6 Hinterbeinen. Nach Tornier, 1905, Fig. 23

Flächen, weil sie hier besonders leicht loslich ist, und ergänzt dafür die fehlende Spitze. Wenn eine solche »Formregulation« an einem toten Körper nach rein chemisch-physikalischen Gesetzen möglich ist, weshalb sollen wir dann bei den Organismen zu einer mystischen supraphysischen Kraft unsre Zuflucht nehmen?

Wie sehr der Vitalismus durch die Tatsachen der Dysteleologie in die Sackgasse gedrängt wird, geht am besten aus den Phrasen hervor, mit denen er sich zu wehren sucht. Wolff (1902, S. 35) flüchtet sich hinter folgenden nichtssagenden Sophismus: »Damit aber ein Vorgang zweckmäßig im biologischen Sinne erscheint, also zu teleologischer Beurteilung nötigt, dafür ist nicht erforderlich, daß er zu einem Ziele führt, sondern nur, daß er zu einem Ziele strebt. Der Erfolg braucht also für die teleologische Beurteilung gar nicht in Betracht zu kommen, und der Grad der Vollkommenheit einer Leistung ist für die biologische Betrachtung prinzipiell nebensächlich.« Welchem »Ziele« mag wohl die Natur bei der Bildung eines Wasserkopfes zugestrebzt haben? Woran erkennt man, daß hier überhaupt ein »Ziel« vorliegt? War das »Ziel« die Bildung eines normalen Kopfes, so ist es nicht erreicht worden, und der Vorgang ist unzweckmäßig, genau so, wie eine fehlerhaft konstruierte und daher nicht brauchbare Maschine unzweckmäßig ist. Mit jener Phrase läßt sich die größte Unzweckmäßigkeit (etwa ein Mikrocephale) in eine »Zielstrebigkeit« umdeuten, d. h. durch ein Jonglieren mit Worten Weiß in Schwarz verdrehen. — In ähnlicher Weise behauptet Reinke (1901, S. 100): »Jede organische Entwicklung ist zielstrebig, mag das Ergebnis zweckmäßig ausfallen oder nicht; auch die Entwicklung einer Pflanzengalle ist ein zielstrebiger Vorgang, weil er in der Erzeugung einer bestimmten Gestalt seinen Abschluß findet.« Dann wäre jede Kristallisation und jede Tropfenbildung ebenfalls zweckmäßig, denn sie ruft eine bestimmte Gestalt hervor, und eine derartige Zielstrebigkeit wäre nicht geeignet zur Unterscheidung organischer und anorganischer Prozesse.

Solche Zugeständnisse beweisen deutlich, daß die angebliche Zielstrebigkeit nicht existiert. Wenn nun trotzdem die Lebewesen im Laufe der Erdgeschichte immer komplizierter und leistungsfähiger geworden sind und die wunderbarsten Anpassungen erworben haben, so muß ein regulatorisches Prinzip die Natur beherrschen, welches wir mit Darwin in dem Kampf ums Dasein und der durch ihn bewirkten Auslese der passenden Variationen sehen. Hätten die Organismen tatsächlich die Fähigkeit, die Lebensäußerungen immer nach der nützlichen Seite zu dirigieren, wenngleich manchmal ohne bleibenden Erfolg, so wäre die Gesetzmäßigkeit der Naturkräfte damit durchbrochen und das Wunder

wieder in das Naturgeschehen eingeführt. Sowohl die tatsächlichen Beobachtungen wie die theoretische Grundlage der Naturwissenschaften entziehen der Hypothese von einer den Lebewesen immanenten zweckmäßigen Reaktionsfähigkeit jeden Boden.

Ad. IV. Da die Vitalisten das Selektionsprinzip ablehnen, so sind sie gezwungen, eine andre Quelle für die Entstehung der Anpassungen anzugeben, über deren Natur die Meinungen freilich weit auseinander gehen, was am besten beweist, daß dieser »neue Kurs in der Biologie« mit sich selbst noch nicht über das Fundament der Lehre einig ist. Es lassen sich hier drei Richtungen unterscheiden, die wir als agnostischen, metaphysischen und psychischen Vitalismus bezeichnen wollen.

a) Der agnostische Vitalismus wird von G. Wolff vertreten. Er besteht darin, daß er »die gegebene Tatsache der organischen Zweckmäßigkeit, für die unser Verständnis vorläufig nicht ausreicht, als das spezifisch biologische Problem hinnimmt, ohne es zu leugnen und ohne es zu verschleiern.« Diese Worte bezeichnen den vollständigen Bankrott des Vitalismus, denn er verzichtet damit auf jede Erklärung.

b) Der metaphysische Vitalismus wird von Driesch, v. Hartmann und Reinke als des Ratsels letzte Lösung auf den Schild erhoben. Eine nichtenergetische, aber Energien leitende und transformierende, immaterielle, final wirkende Kraft soll die Organismen beherrschen. Sie wird von Driesch mit dem aristotelischen Ausdruck Entelechie bezeichnet, bedeutet also ein mystisches Etwas, welches sein *tēλος* (Ziel) in sich tragt. Naheres hierüber möge der Leser bei dem Autor (1905, 1909) selbst nachlesen, dessen ungenießbar verschwommene Ausführungen einem scholastischen Philosophen des Mittelalters alle Ehre gemacht haben würden<sup>1</sup>. Viel klarer durchgearbeitet erscheint

<sup>1</sup> Drieschs sogenannten »Beweise« für die »Autonomie« (Eigengesetzlichkeit) der Lebenserscheinungen sollen dartun, daß in einem Organismus Vorgänge sich abspielen, welche von den chemisch-physikalischen Prozessen prinzipiell verschieden sind. Sie sind so leicht ad absurdum zu führen, daß man kaum begreift, wie sie auf gewisse Biologen Eindruck machen konnten. Der erste (1905, S. 206) wird geführt auf Grund einer Analyse der »harmonisch-aquipotentiellen Systeme«, wobei mit dem letzteren bombastischen Terminus die simple Tatsache einer gleichen Veranlagung bezeichnet wird, nämlich daß ein Organ, welches bei normalem Wachstum an jeder Stelle eines andern auftreten kann, auch bei der Regeneration sich ebenso verhält.

das »Lebensprinzip« bei E. v. Hartmann (1906): es ist immateriell und supraindividuell, an keinen Raum im Ort gebunden, aber sich der einzelnen Individuen bemächtigend; es wirkt unbewußt, final, besitzt

Der Stiel einer *Tubularia* ist überall gleich gebaut, und kann daher, ganz unabhängig von seiner Länge, an seinem distalen Ende einen Kopf bilden. Daher ist es nicht verwunderlich, daß ein beliebig langes Stück eines solchen Stiels einen Kopf regeneriert. Dieser neue Kopf mit seinen zwei Tentakelkränzen fällt bei einem großen Stielstück groß, bei einem kleinen klein aus, offenbar, weil der Kräftevorrat in ersterem größer ist als in letzterem. Ein kleiner Kristall mit defekter Spitze setzt ebenfalls nur ein kleines Stück bei der Regeneration auf, und wenn hierzu die anorganischen Naturkräfte ausreichen, weshalb sollen wir dann bei der *Tubularie* eine rätselhafte »Entelechie« als *Deux ex machina* zu Hilfe rufen? Der zweite Beweis (ebd. S. 208) lautet: weil jede Begonienblattzelle und jede Cambiumzelle die ganze Pflanze erzeugen kann, deshalb soll hier keine »Maschinerie« zugrunde liegen, denn eine solche kann sich nicht fortgesetzt teilen und dabei doch immer ganz bleiben. Verstellt man unter Maschinerie ein Gebilde, das aus einer Anzahl starrer, nach den drei Dimensionen des Raumes angeordneter, Teile, etwa nach Art einer Lokomotive, sich zusammensetzt, so kann selbstverständlich durch einfache Teilungen nicht eine Vervielfältigung erzielt werden. Daraus folgt, daß eine Zelle nicht eine Maschine in diesem Sinne ist; es bleibt aber vollständig die Möglichkeit bestehen, daß chemisch-physikalische Vorgänge bei jeder Zellteilung eine Umlagerung bewirken, derartig, daß beide Tochterzellen dieselben Stoffe erhalten. Dann kann jede Blattzelle etwas »Keimplasma« erhalten und dadurch befähigt sein, einer ganzen Pflanze unter geeigneten Bedingungen den Ursprung zu geben. Drieschs Argumentation ist also völlig verfehlt und beweist nicht eine Spur von dem was sie behauptet. — Weiter soll die Autonomie der Lebensprozesse aus den Handlungen des Menschen zu erschließen sein, bei denen bekanntlich die kompliziertesten psychischen Prozesse (Denken, Wollen, Erfahrung, Gedächtnis) eine bestimmende Rolle spielen. Diese entziehen sich aber zurzeit noch hinsichtlich ihrer Entstehung und ihres Wesens jeder Beurteilung und können daher weder für noch gegen den Vitalismus ausgespielt werden. Es ist erwiesen, daß die seelischen Prozesse von physischen Vorgängen im höchsten Maße abhängen und an Körper von bestimmter chemischer Konstitution gebunden sind, was eher dafür als dagegen spricht, daß sie durch eben diese stoffliche Zusammensetzung hervorgerufen werden, wie die Eigenschaften der Schwefelsäure durch das Molekül  $H_2SO_4$ . — Ebenso nichtig ist Drieschs Beweis aus der Hirnphysiologie, daß nach operativer Zerstörung gewisser Gehirnregionen andre für sie eintreten können, denn daraus folgt nur, daß das betreffende Zentrum im normalen Zustande nicht allein, sondern unter Mitwirkung des Ganzen die Funktion auslöst und daher jenes eventuell entbehrt werden kann. Wenn Driesch glaubt, die innere Harmonie und die Zweckmäßigkeit der organischen Prozesse durch eine vitale »Entelechie«

aber »weder Gedächtnis noch Reflexion, noch Kenntnisse, die es durch Erfahrungen mehren könnte, noch angeborene Ideen«. Auch Reinkes rechnet mit solchen nichtenergetischen Kraften, den Dominanten<sup>1</sup>,

erklären zu können, so ist ihm vorzuhalten, daß dieser Begriff so unklar ist, daß er dem Geiste der Naturwissenschaften völlig widerspricht. Sie soll eine »Konstante« sein, welche die anorganischen Kräfte in einem Organismus dirigiert und den Krafft- und Stoffaustausch regelt (S. 235), so daß »wo Entelechie sich am Naturgeschehen beteiligt, die Gesetzmäßigkeit des Anorganischen gestört oder überwunden« ist. Anderseits muß sie diesem wieder untergeordnet sein, denn wir lesen: »da Entelechie kompensationsmäßig zu den Faktoren des Anorganischen in Beziehung tritt, so kann sie auch durch diese Faktoren in ihrer Betätigung beschränkt und gestört werden« (S. 243). Weiter erfahren wir, »Entelechie benutzt, nach Art von Kompensationen, die Faktoren des Anorganischen, um das ihrer jeweiligen Eigenart entsprechende herzustellen und regulatorisch zu erhalten. Die wesentlichsten Kennzeichen der Entelechie dürfen wohl mit den Worten ‚primäres Wissen und Wollen‘ bezeichnet werden, wobei aber diese Ausdrücke in durchaus analogiehaft übertragenem Sinne, rein beschreibend-verdeutlichend gebraucht sind. . . . Es erleichtert die Kennzeichnung der organischen Phänomene, verschiedene Arten der Entelechie an den Organismen zu unterscheiden, die eine derselben leistet die Formbildung, den Bewegungsreaktionen stehen ‚Psychoide‘ stufenmäßig geordnet vor. Die Formentelechie enthält potential die Psychoide (S. 243) «. Das sind Plurassen, die unsre Erkenntnis nicht im mindesten fordern und nur dazu dienen können, die Biologie in Verruf zu bringen. Mit Recht sagt ein amerikanischer Kritiker (Sumner 1910, S. 325) »Entelechy remains an empty name«. Vgl. gegen Driesch auch zur Strassen 1908.

<sup>1</sup> Eine gute Zurückweisung der Reinkeschen Ideen findet der Leser in J. Koltan, Reinkes dualistische Weltansicht. 2. Volksausgabe, München, E. Reinhardt, 1912. Reinke hat sich in seinen Schriften solche Blößen gegeben, daß man ihn meines Erachtens auf dem Gebiete der theoretischen Biologie nicht mehr ernst nehmen kann. Wie der Jesuitenpater Wasmann versteht er meisterlich die Begriffe zu verdrehen, um der orthodoxen Weltanschauung einen Schein von Berechtigung zu verleihen. Das Leben soll nicht durch Urzeugung, sondern durch »Schöpfung« entstanden sein. Dieses Wort wird ganz allgemein für die metaphysische Entstehung des Lebens gebraucht; Reinke aber versteht darunter einen »Naturprozeß, der sich im Rahmen der Naturgesetze abgespielt hat«. In seinen Naturwiss. Vortr. Heft 4, S. 51, nennt er die »elternlose Entstehung der ersten Menschen« eine große Etappe des Naturlaufs. Als ihm die Jenenser Studenten 1909 wegen dieser sonderbaren Behauptung zur Rede stellten gelegentlich eines Vortrags, erklärte er, er habe damit sagen wollen, »daß der Mensch einmal entstanden ist, ohne daß wir seine Eltern kennen«. Weitere Bemerkungen über Reinke bei Plate 1909.

das »Lebensprinzip« bei E. v. Hartmann (1906): es ist immateriell und supraindividuell, an keinen Raum im Ort gebunden, aber sich der einzelnen Individuen bemächtigend; es wirkt unbewußt, final, besitzt

Der Stiel einer *Tubularia* ist überall gleich gebaut, und kann daher, ganz unabhängig von seiner Länge, an seinem distalen Ende einen Kopf bilden. Daher ist es nicht verwunderlich, daß ein beliebig langes Stück eines solchen Stiels einen Kopf regeneriert. Dieser neue Kopf mit seinen zwei Tentakelkränzen fällt bei einem großen Stielstück groß, bei einem kleinen klein aus, offenbar, weil der Kräftevorrat in ersterem größer ist als in letzterem. Ein kleiner Kristall mit defekter Spitze setzt ebenfalls nur ein kleines Stück bei der Regeneration auf, und wenn hierzu die anorganischen Naturkräfte ausreichen, weshalb sollen wir dann bei der *Tubularie* eine rätselhafte »Entelechie« als *Deux ex machina* zu Hilfe rufen? Der zweite Beweis (ebd. S. 208) lautet: weil jede Begonienblattzelle und jede Cambiumzelle die ganze Pflanze erzeugen kann, deshalb soll hier keine »Maschinerie« zugrunde liegen, denn eine solche kann sich nicht fortgesetzt teilen und dabei doch immer ganz bleiben. Versteht man unter Maschinerie ein Gebilde, das aus einer Anzahl starrer, nach den drei Dimensionen des Raumes angeordneter, Teile, etwa nach Art einer Lokomotive, sich zusammensetzt, so kann selbstverständlich durch einfache Teilungen nicht eine Vervielfältigung erzielt werden. Daraus folgt, daß eine Zelle nicht eine Maschine in diesem Sinne ist; es bleibt aber vollständig die Möglichkeit bestehen, daß chemisch-physikalische Vorgänge bei jeder Zellteilung eine Umlagerung bewirken, derartig, daß beide Tochterzellen dieselben Stoffe erhalten. Dann kann jede Blattzelle etwas »Keimplasma« erhalten und dadurch befähigt sein, einer ganzen Pflanze unter geeigneten Bedingungen den Ursprung zu geben. Drieschs Argumentation ist also völlig verfehlt und beweist nicht eine Spur von dem was sie behauptet. — Weiter soll die Autonomie der Lebensprozesse aus den Handlungen des Menschen zu erschließen sein, bei denen bekanntlich die kompliziertesten psychischen Prozesse (Denken, Wollen, Erfahrung, Gedächtnis) eine bestimmende Rolle spielen. Diese entzicken sich aber zurzeit noch hinsichtlich ihrer Entstehung und ihres Wesens jeder Beurteilung und können daher weder für noch gegen den Vitalismus ausgespielt werden. Es ist erwiesen, daß die seelischen Prozesse von physischen Vorgängen im höchsten Maße abhängen und an Körper von bestimmter chemischer Konstitution gebunden sind, was eher dafür als dagegen spricht, daß sie durch eben diese stoffliche Zusammensetzung hervorgerufen werden, wie die Eigenschaften der Schwefelsäure durch das Molekül  $H_2SO_4$ . — Ebenso nichtig ist Drieschs Beweis aus der Hirnphysiologie, daß nach operativer Zerstörung gewisser Gehirnregionen andre für sie eintreten können, denn daraus folgt nur, daß das betreffende Zentrum im normalen Zustande nicht allein, sondern unter Mitwirkung des Ganzen die Funktion auslöst und daher jenes eventuell entbehrt werden kann. Wenn Driesch glaubt, die innere Harmonie und die Zweckmäßigkeit der organischen Prozesse durch eine vitale »Entelechie«

delt daher zweckmäßig. Die Zellen vermogen ihre persönlichen Erfahrungen auszutauschen und daher einheitlich und harmonisch zusammenzuarbeiten. Sobald ein Geschöpf in eine Notlage gerät, empfindet es ein Bedürfnis, dann folgt das Verlangen, der Wille, dem Bedürfnisse zu genügen und auf Grund von Überlegung die Wahl eines Mittels, wobei aber die Zellen merkwürdigerweise sich des Urteils nicht bewußt zu werden brauchen. Pauly geht so weit, daß er der nachweislich toten Vogelfeder Empfindungsvermögen zuschreibt, weil sie ja sonst nicht die zu einer zweckmäßigen Reaktion notige Erfahrung über Luftwiderstand und dergleichen hätte sammeln können. Diese Hypothese ist völlig unannehmbar, weil sie aller physiologischen Erfahrung widerstreitet, denn es ist sicher erwiesen, daß die komplizierten psychischen Prozesse des Urteilens, Überlegens und Wollens, nur auf Grund eines hochentwickelten Nervensystems möglich sind. Sie in jede Tier- und Pflanzenzelle zu verlegen, ist eine in der Geschichte der Biologie wohl einzige da stehende Verirrung, von der E. v. Hartmann (1906, S. 382), der doch selbst begeisterter Vitalist war, mit Recht sagte: „es war kaum notig, diese Auffassung zu verspotten, sobald man sich ihres antropomorphen Ursprungs und der Absurdität ihrer Konsequenzen einmal bewußt geworden war.“

Ferner wissen wir von uns selbst, daß wir beständig zweckmäßige Reaktionen vollziehen, die sogenannten Reflexe (Zusammenziehen der Pupille bei grellem Licht, Abscheidung des Pepsins und der Salzsäure im Magen u. a [vgl. S 16]), ohne daß eine Überlegung oder ein Willensakt vorhergegangen sind. Derartige Reflexe verlaufen ebenso automatisch, wie das Steigen und Fallen der Quecksilbersäule im Thermometer, und ohne Spur von Verandesoperation. Waren zu ihnen erst eine Überlegung, ein Urteil, ein Willensentschluß nötig, so könnten sich die Reflexe nicht so blitzschnell und mit so absoluter Gesetzmäßigkeit abspielen, wie es tatsächlich geschieht. Die Psychovitalisten sind demnach im Irrtum, wenn sie behaupten, daß jede zweckmäßige Reaktion des Menschen auf eine Intelligenz als Ursache hinweist. Da die Reflexe der Tiere und Pflanzen ebenso maschinenmäßig verlaufen, wie diejenigen, welche wir von uns selbst kennen, so können sie nicht anders beurteilt werden.

die selbst aber wieder der Ausfluß einer »Kosmischen Intelligenz«, eines »Prinzips der Weltvernunft« sind. Es dürfte jedem Leser einleuchten, daß solche »Erklärungen« rein metaphysisch und daher für einen Naturforscher unannehmbar sind. Sie wurzeln nicht in irgend einer Weise in der Erfahrung und sind nicht mit zwingender Logik aus den Tatsachen hypothetisch erschlossen, sondern sie sind nur Erzeugnisse der Phantasie, die jeder Beweiskraft entbehren. Will man die biologischen Rätsel mit Hilfe des Glaubens lösen, so genügt die einfache Formel der theologischen Erklärung, denn diese behauptet wenigstens nicht, eine vertiefte Einsicht zu bieten.

c) Der psychische Vitalismus von Pauly, Francé, Wagner, Prochnow ist kein eigentlicher Vitalismus, weil diese Forscher nicht von einem metaphysischen Prinzip ausgehen. Diese Richtung wird daher besser als die psychistische oder pseudovitalistische bezeichnet. Sie geht aus von dem Satze: weil bei uns Menschen alle zweckmäßigen Handlungen auf Intelligenz beruhen, deshalb müssen auch die Anpassungen der Tiere und Pflanzen alle oder teilweise auf ein geistiges Prinzip der Zellen zurückgeführt werden, welches Gedächtnis besitzt, Erfahrungen sammelt und diese unter einander vergleicht. Wir können unter den Psychisten eine extreme und eine gemäßigte Gruppe unterscheiden. Der Führer der extremen Richtung ist A. Pauly (1902, 1905), welcher das Selektionsprinzip in allen seinen Formen als »eine mit völliger Ignoranz des Organischen geschaffene Konstruktion« bezeichnet, weil es zu sehr mit dem Zufall<sup>1</sup> rechnet, und alle Anpassungen durch seine Lehre vom Zellverstand erklären will. Er hat in Francé und A. Wagner kampfesfrohe Anhänger gefunden. Unter den Vertretern der gemäßigten Auffassung ist Prochnow (1907—1910) hervorzuheben, welcher die Bedeutung des Selektionsprinzips für die Erklärung der passiven Anpassung anerkennt, daneben aber die aktiven Anpassungen auf psychische Fähigkeiten der Zellen und Gewebe zurückführen will. Nach Pauly besitzt jede Zelle Überlegung, Urteil und Willen und han-

<sup>1</sup> Diese Opposition Paulys gegen den Zufall ist um so unverständlicher, als dieser Begriff bei ihm dieselbe Rolle spielt wie bei Darwin: das Mittel muß zufällig vorhanden sein, damit der Verstand der Zellen seine nützliche Wirkung feststellen kann.

das Richtigste trifft, so ist ein harmonisches Zusammenarbeiten ausgeschlossen. Endlich müßten solche Erfahrungen der Zellen und Gewebe erblich werden können, da wir ja sehen, daß alle Regenerationen und sanativen Anpassungen auf ererbten Reflexen und Wachstumsvorgangen beruhen. Bei einer solchen Fülle von Schwierigkeiten muß der Psychovitalismus auch in seiner gemaßigten Form als unannehmbar gelten.

### C. Die Lamarcksche Erklärung der Anpassungen.

#### 1. Vieldeutigkeit des Begriffs Lamarckismus.

Der Lamarckismus, d. h. die biologische Weltanschauung von Lamarck, ist ebensowenig wie der Vitalismus eine in sich einheitliche Betrachtungsform der Lebewesen, was nicht zu verwundern ist, da zu Anfang des vorigen Jahrhunderts, als die berühmte »Zoologische Philosophie« des Begründers der Deszendenzlehre erschien, über das Wesen der Art- und Formbildung noch viel unklare Vorstellungen herrschten wie gegenwärtig. Wir haben von Lamarck schon zwei wichtige Anschauungen kennen gelernt, erstens (S. 6, 145), daß die Variationen zum großen Teil direkte Reizwirkungen der äußeren Faktoren sind, welche im Laufe der Generationen akkumulierend wirken können, zweitens (S. 501) das autogenetische »Gesetz der Stufenfolge«. Nusbaum (1910) bezeichnet jenen ersten, auch von Darwin angenommenen Satz passend als Mechanolamarckismus, den zweiten als »intrakausalen Progressivismus«. Hier sollen uns nur Lamarcks Vorstellungen über die Entstehung der Anpassungen beschäftigen. Wir finden bei ihm vier leitende Gedanken, die sich nicht gegenseitig mit Notwendigkeit bedingen, so daß man einige billigen, andre ablehnen kann. Wir unterscheiden danach ebenso viele Formen des oikogenetischen Lamarckismus:

I. den **Funktions-Lamarckismus**, der in dem Satze gipfelt, daß neben den von außen kommenden Reizen (Klima, Ernährung usw.) die Funktion der Organe für die Umbildung der Arten von größter Bedeutung ist, indem intensiver Gebrauch ein Organ stärkt und Nichtgebrauch es schwächt. Die Art der Funktion bedingt den Ausbildungsgrad des Organs und kann daher eine Quelle des Fortschritts oder des Rückschritts sein.

Vergleiche zur Kritik der Pauly'schen Ideen außer Prochnow (1909) noch Petzold (1909), Tietze (1911, S. 70) und Kersten (1912).

Anstatt nun die Pauly'sche Theorie der direkten Anpassung durch den Zellverstand zu verlassen, hat Prochnow versucht, sie zu reformieren und umzuwandeln in eine Theorie der indirekten passiven Anpassung durch einfachere psychische Fähigkeiten. Die Zelle besitzt keinen menschenähnlichen Verstand und handelt nicht zweckmäßig auf Grund von Überlegungen, sondern sie probiert in einer Notlage alle ihre möglichen Reaktionen durch und lernt dabei, durch welche zufällige Reaktion die unangenehmen Empfindungen beseitigt werden. Tritt später dieselbe Notlage abermals auf, so folgt auf Grund des Gedächtnisses die zweckmäßige Reaktion sofort. Dieser Gedankengang, welcher in ganz ähnlicher Weise bei E. und S. Becher (1910—1912) wiederkehrt, stößt auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Eine Zelle oder ein Gewebe hat überhaupt nicht die Möglichkeit, auf einen bestimmten Reiz mit verschiedenen Reaktionen zu antworten und dabei auszuprobieren, welche von diesen zufällig Erleichterung verschafft, sondern ihre Reaktionen sind, wie alle Lebenserscheinungen, streng determiniert: auf einen bestimmten Reiz folgt eine bestimmte Antwort. Wenn z. B. siedendes Wasser die Haut eines Tieres berührt, so kann diese nicht vier verschiedene Antworten geben und diese in ihrer Wirkung vergleichen, sondern nur eine. Ob diese dann zweckmäßig oder unzweckmäßig ist, entscheidet sich vielfach nicht sofort, sondern erst nach Tagen oder Wochen, und innerhalb dieser Zeit können wieder eine Menge neuer Reize die betreffenden Zellen getroffen haben, so daß diese nur mit Hilfe von Verstand beurteilen könnten, auf welchen der früheren Reize die Genesung beruht. Weiter müßte doch zuerst experimentell gezeigt werden, daß wenigstens die höchst entwickelten Zellen, die Infusorien u. dgl., die Fähigkeit des Lernens, der Erinnerung und des Urteils besitzen. Es liegen aber nach dieser Richtung noch keine einwandfreien Versuche vor. Schaeffer (J. exper. Zool. 8, 1910, S. 131) kommt sogar für *Stentor* und *Paramecium* zu einem negativen Ergebnis. Weiter müßte gezeigt werden, daß die Zellen ihre Erfahrungen untereinander austauschen können, denn wenn z. B. bei einer Verdauungsstörung der Magen zwar zweckmäßig reagiert, während der Dünndarm zufällig nicht

spielen das »innere Gefühl« und das »Bedürfnis« als formbildende Prinzipien eine große Rolle. Ich zitiere zum Beweise nur die folgende Stelle und verweise im übrigen auf die weiteren Ausführungen von Detto (1904, S. 39) und Pauly (1905, Kap. VI); Lamarck (S. 120) schreibt:

»Die wahre Ordnung der Dinge nun, die wir hier betrachten wollen, besteht darin.

Daß erstens jede ein wenig beträchtliche und anhaltende Veränderung in den Verhältnissen, in denen sich jede Tierrasse befindet, eine wirkliche Veränderung der Bedürfnisse derselben herbeiführt;

daß zweitens jede Veränderung in den Bedürfnissen der Tiere andre Tätigkeiten, um diesen neuen Bedürfnissen zu genügen, und folglich andre Gewohnheiten nötig macht;

daß drittens jedes neue Bedürfnis, indem es neue Tätigkeiten zu seiner Befriedigung nötig macht, von dem Tiere, das es empfindet, entweder den größeren Gebrauch eines Organs, von dem es vorher geringeren Gebrauch gemacht hatte, erfordert, wodurch dasselbe entwickelt und beträchtlich vergrößert wird, oder den Gebrauch neuer Organe, welche die Bedürfnisse in ihm unmerklich durch Anstrengungen seines inneren Gefühls entstehen lassen «

Also Bedürfnis und inneres Gefühl können sowohl Bestehendes verändern, wie auch ganz Neues schaffen, denn das empfundene Bedürfnis kann, wie es an einer andern Stelle heißt, »die Fluida und Kräfte gegen jenen Punkt des Körpers hineitleiten, wo eine Tätigkeit das Bedürfnis befriedigen kann«.

Das Gesagte mag genügen, um die Doppelnatur des Lamarckismus, seine mechanovitalistische<sup>1</sup> Mischung darzutun. Daraus ergibt sich weiter, daß es kaum möglich ist, den Begriff des Lamarckismus in eine kurze Definition zu pressen. Wenn z. B. v. Wettstein schreibt (Handbuch der system. Botanik I, 1901, S. 31): »Wir bezeichnen alle Ideen, betreffend die Formenbildung, welche dem Organismus selbst die Fahig-

<sup>1</sup> Lamarck wurde, wenn er jetzt lebte, den vitalistischen Teil seiner Thesen sicherlich aufgeben, denn seine Grundanschauungen sind durch und durch mechanistisch. Er führt alle Lebenserscheinungen auf eine »erregende Ursache« zurück, die aber ursprünglich »den Organen der Organismen fremd ist« und von der er angibt, »daß die umgebenden Medien sie ihnen (den Organismen) entweder ausschließlich oder teilweise liefern« (S. 324); sehr charakteristisch ist auch der mehrfach wiederkehrende Satz, »daß es nicht wahr ist, daß die Natur für die Organismen besondere Gesetze hat, die denen, welche die Veränderungen der leblosen Körper regieren, entgegengesetzt sind«.

- II. den Vererbungs-Lamarckismus, d. h. die Annahme einer Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften<sup>1</sup>. Sie ist eine einfache Konsequenz von I.
- III. den Adoptions-Lamarckismus, d. h. die Annahme einer direkten Anpassungsfähigkeit (Selbstanpassung), begründet durch
- IV. den Psycholamarckismus, d. h. die Anschauung, daß jedes Bedürfnis die Mittel zu seiner Befriedigung hervorruft.

Viele Biologen verstehen unter Lamarckismus nur die erste und die zweite These, und in diesem Sinne habe ich auch in der zweiten Auflage dieses Buches dem Lamarckismus das Wort geredet, denn sie passen durchaus in die kausalmechanische Naturauffassung hinein, da die Wirkungen des Gebrauchs und des Nichtgebrauchs, sowie die somatische Vererbung sich auch auf unzweckmäßige Bildungen beziehen können. Es sind allgemeine Prinzipien, die bald im nützlichen, bald im schädlichen Sinne wirken. Die dritte und vierte These hingegen haben, ebenso wie das früher erwähnte Gesetz der Stufenfolge, ein vitalistisches Gepräge, denn sie legen in den Organismus die zielstrebige, zweckmäßige Reaktionsfähigkeit hinein auf Grund eines psychischen Faktors. Der Psycholamarckismus ist identisch mit dem Psychovitalismus von Pauly, Francé und A. Wagner und wird von diesen Forschern auch mit vollem Recht als Lamarckismus bezeichnet, denn bei dem berühmten Franzosen

---

<sup>1</sup> Ich zitiere diese beiden Fundamentalsätze hier noch wörtlich. Lamarck schreibt S. 121: »Erstes Gesetz. Bei jedem Tier, welches das Ziel seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, stärkt der häufigere und bleibende Gebrauch eines Organs dasselbe allmählich, entwickelt und vergrößert es und verleiht ihm eine Kraft, die zu der Dauer dieses Gebrauchs im Verhältnis steht, während der konstante Nichtgebrauch eines Organs dasselbe allmählich schwächer macht, verschlechtert, seine Fähigkeiten fortschreitend vermindert und es endlich verschwinden läßt. Zweites Gesetz. Alles, was die Tiere durch den Einfluß der Verhältnisse, denen sie während langer Zeit ausgesetzt sind, und folglich durch den Einfluß des vorherrschenden Gebrauchs oder konstanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, daß die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern, oder denen, welche diese Nachkommen hervorgebracht haben, gemein seien.«

marck, daß das Bedürfnis auch etwas völlig Neues, Zweckmäßiges erzeugen soll. Wenn eine ungiftige Schlange viel verfolgt wird oder ihre Beute nur schwer bemeistern kann, so wird das Sekret der Speicheldrüsen deshalb nicht giftig, und wenn ein Fisch in abyssische Tiefen einwandert, so ist nicht einzusehen, warum er ein Bedürfnis nach Leuchtdrüsen empfinden sollte; wäre es aber vorhanden, so würde es sicherlich nicht diese hervorrufen, ebensowenig wie der Wunsch nach Haaren eine Glatze aus der Welt schafft. Der bekannte Kliniker H. Nothnagel (1894) kommt bei einer Untersuchung der Anpassungen bei pathologischen Veränderungen zu dem Ergebnis, daß »keinerlei Bedürfnis die als sog. Anpassungen bei pathologischen Zuständen bezeichneten Veränderungen hervorruft, keinerlei Zweckmäßigkeitssicht bei ihrer Entwicklung eine Rolle spielt. Sie werden, sie entstehen, wo sie werden und entstehen können, d. h. wo die materielle Möglichkeit für ihre Entstehung überhaupt gegeben ist. Sind aber die materiellen Substrate gegeben, dann müssen sie auch entstehen, gleichgültig, ob dies für das Individuum nützlich ist oder nicht«. Ich lasse hier noch einen Satz von Boveri (1906, S. 56) folgen, der — obwohl er sich nicht freigehalten hat, von vitalistischen Gedanken — mit Recht sagt: »Auch ist darauf hinzuweisen, daß es für viele Einrichtungen ganz undenkbar ist, daß der Organismus ein Bedürfnis für sie empfunden haben könne. Wie sollte ein einzelliges Wesen ein Bedürfnis nach Vielzelligkeit haben, eine fest-sitzende Meduse nach freier Bewegung, ein blindes Tier ein Bedürfnis nach Lichtempfindung, ein lichtempfindendes nach Bildempfindung, ein Pflanzensamen nach Flugfähigkeit?«

Bezuglich der direkten Anpassungen verweise ich auf das oben (S. 572) Gesagte: eine allgemeine Fähigkeit zu solchen kommt den Organismen nicht zu, sondern als Regel werden neue Anpassungen auf indirektem Wege unter Mithilfe der Selektion erworben. Dies schließt nicht aus, daß in seltenen Fällen eine Anpassung einfacher Art direkt zustande kommen kann, indem alle Individuen zufällig nach der nutzlichen Seite hin abändern, wenn sie in eine neue Situation geraten. Hinsichtlich der Vererbung erworbener Eigenschaften verweise ich auf S. 461 ff., wo gezeigt wurde, daß eine solche Vererbung für Temperatur- und andere Reize bewiesen ist, während sie für Gebrauchswirkungen indirekt aus den Er-

keit der zweckentsprechenden Veränderung zuschreiben, als »lamarckistische« und die Lehre selbst als »Lamarckismus«, so ist das Programm damit nicht erschöpft, sondern nur die dritte und vierte These betont worden<sup>1</sup>. Er selbst faßt übrigens den Begriff enger, als Lamarck getan haben würde, denn er meint (1900, S. 199), daß nach unsern Erfahrungen »durch direkte Anpassung nichts absolut Neues entsteht, sondern insbesondere Steigerung oder Abschwächung schon vorhandener Anlagen eintritt«.

## 2. Anerkennung des mechanischen, Ablehnung des vitalistischen Lamarckismus.

Den Psycholamarckismus vermag ich nicht anzuerkennen, weil er einmal identisch ist mit dem oben (S. 588) abgelehnten Psychovitalismus und weil ferner die Anschauung, daß jedes Bedürfnis die Mittel zu seiner Befriedigung hervorruft, total falsch ist. Ein Organismus empfindet Lust oder Unlust und hat im letzteren Falle das Bedürfnis, aus der als unangenehm empfundenen Situation herauszukommen, ob ihm das aber auf Grund seiner Fähigkeiten gelingt, ist eine andre Frage, die zuweilen bejaht, in den meisten Fällen verneint werden muß. Ich erinnere an das oben (S. 567) nach Preyer geschilderte Benehmen von See- und Schlangensternen, welche sich in einer Zwangslage befinden und dann alle möglichen Bewegungen ausführen, die eventuell Erfolg haben. Wenn aber ein Mensch an Gallensteinen leidet oder durch einen Sturz in einen Felsenspalt sich fest eingeklemmt hat oder eine Landpflanze durch eine Überschwemmung unter Wasser geraten ist, so führt das Bedürfnis allein noch nicht zu einer Linderung der Leiden, ja es erweckt nicht einmal eine Vorstellung der Mittel, welche zur Befriedigung dienen können. Wäre das der Fall, so könnte man wirklich meinen, »der Geist der Medizin sei leicht zu fassen«. Noch unhaltbarer ist der Satz von La-

<sup>1</sup> Dasselbe gilt für die kürzlich von A. Wagner (1907, S. 6) gegebene Definition: »Der Lamarckismus ist die spezielle Anwendung des allgemeinen naturphilosophischen Prinzips einer teleologischen Gesetzmäßigkeit in der Natur auf die Entwicklungstheorie.« Unrichtig ist ferner die Definition von K. C. Schneider (1908, S. 1): »Lamarckismus ist die Lehre von der reizbedingten Ausgestaltung der Lebewesen«, denn jede Evolutionstheorie führt die Variationen auf Reize zurück. Derselbe Forscher faßt These I und II als Eulamarckismus, III und IV als Neolamarckismus zusammen.

marck, daß das Bedürfnis auch etwas völlig Neues, Zweckmäßiges erzeugen soll. Wenn eine ungiftige Schlange viel verfolgt wird oder ihre Beute nur schwer bemeistern kann, so wird das Sekret der Speicheldrüsen deshalb nicht giftig, und wenn ein Fisch in abyssische Tiefen einwandert, so ist nicht einzusehen, warum er ein Bedürfnis nach Leuchtdrüsen empfinden sollte; wäre es aber vorhanden, so würde es sicherlich nicht diese hervorrufen, ebensowenig wie der Wunsch nach Haaren eine Glatze aus der Welt schafft. Der bekannte Kliniker H. Nothnagel (1894) kommt bei einer Untersuchung der Anpassungen bei pathologischen Veränderungen zu dem Ergebnis, daß »keinerlei Bedürfnis die als sog. Anpassungen bei pathologischen Zuständen bezeichneten Veränderungen hervorruft, keinerlei Zweckmäßigkeitserücksicht bei ihrer Entwicklung eine Rolle spielt. Sie werden, sie entstehen, wo sie werden und entstehen können, d. h. wo die materielle Möglichkeit für ihre Entstehung überhaupt gegeben ist. Sind aber die materiellen Substrate gegeben, dann müssen sie auch entstehen, gleichgültig, ob dies für das Individuum nutzlich ist oder nicht«. Ich lasse hier noch einen Satz von Boveri (1906, S. 56) folgen, der — obwohl er sich nicht freigehalten hat, von vitalistischen Gedanken — mit Recht sagt: »Auch ist darauf hinzuweisen, daß es für viele Einrichtungen ganz undenkbar ist, daß der Organismus ein Bedürfnis für sie empfunden haben könne. Wie sollte ein einzelliges Wesen ein Bedürfnis nach Vielzelligkeit haben, eine fest-sitzende Meduse nach freier Bewegung, ein blindes Tier ein Bedürfnis nach Lichtempfindung, ein lichtempfindendes nach Bildempfindung, ein Pflanzensamen nach Flugfähigkeit?«

Bezuglich der direkten Anpassungen verweise ich auf das oben (S. 572) Gesagte: eine allgemeine Fähigkeit zu solchen kommt den Organismen nicht zu, sondern als Regel werden neue Anpassungen auf indirektem Wege unter Mithilfe der Selektion erworben. Dies schließt nicht aus, daß in seltenen Fällen eine Anpassung einfacher Art direkt zustande kommen kann, indem alle Individuen zufällig nach der nutzlichen Seite hin abändern, wenn sie in eine neue Situation geraten. Hinsichtlich der Vererbung erworbener Eigenschaften verweise ich auf S. 461 ff., wo gezeigt wurde, daß eine solche Vererbung für Temperatur- und andere Reize bewiesen ist, während sie für Gebrauchswirkungen indirekt aus den Er-

scheinungen der Rückbildung gefolgt werden muß. Der Inhalt der ersten These des Lamarckismus, der Einfluß der Außenwelt, die stärkende Wirkung des Gebrauchs und die schwächende des Nichtgebrauchs, wird allgemein anerkannt, fraglich bleibt jedoch die physiologische Begründung der funktionellen Anpassung. Ich habe mich früher (S. 343), dahin ausgesprochen, daß diese Eigenschaft zurzeit nicht zu erklären ist und habe sie wegen ihrer weiten Verbreitung zu den Grundfähigkeiten der Lebesubstanz, mithin zur »primären Zweckmäßigkeit« gerechnet. Trotzdem spricht sie durchaus nicht für eine immanente Zielstrebigkeit, denn erstens gilt sie nicht für alle aktiven Organe (siehe S. 340) und zweitens führt sie oft genug zu pathologischen Hypertrophien, was beweist, daß die Kontrolle der Selektion beständig vonnöten ist. Die funktionelle Anpassung steht demnach auf derselben Stufe wie die Fähigkeiten der Regeneration und der Gewöhnung, die auch keineswegs immer im zweckmäßigen Sinne wirken. Ein Organismus gewöhnt sich auch an Gifte, z. B. der Mensch an Alkohol und Nikotin, wobei es den Anschein hat, als ob die schädliche Einwirkung fortgesunken ist, während sie in Wirklichkeit fortbesteht. Endlich entzieht sich die funktionelle Anpassung nicht ganz der mechanischen Auffassung, denn sie läßt sich zurückführen auf das allgemeine Gesetz, daß je intensiver die Ursache ist, um so stärker auch die Wirkung ausfällt.

### 3. Verhältnis des Funktions-Lamarckismus zur Selektion.

Die Organismen werden durch den Wechsel der Existenzbedingungen sehr oft gezwungen, gewisse Organe besonders intensiv oder in veränderter Weise zu benutzen, woraus sich Vergrößerung oder morphologische Umgestaltung erklärt. Die Gebrauchswirkungen haben aber ihre Grenzen, und es ist zweifellos, daß der Lamarckismus im Unrecht ist, wenn er die ganze Vielgestaltigkeit der Organismen auf Gebrauchswirkungen oder auf chemisch-physikalische Reize der Außenwelt zurückführen will. Hinsichtlich der letzteren verweise ich auf das S. 97 ff. Gesagte. Um die Begrenztheit der Gebrauchswirkungen darzutun, sei daran erinnert, daß selbstverständlich die ungeheure Fülle der passiven Anpassungen außerhalb ihres Bereichs liegt. Aber auch sehr viele Eigentümlichkeiten aktiver Organe lassen sich nicht lediglich als Gebrauchswirkung ansehen.

Die Speicheldrüse einer ungiftigen Schlange konnte noch soviel Speichel produzieren, derselbe wurde dadurch nicht giftig, ebensowenig wie die einfachen Zahne der Eidechsen durch den Gebrauch bei Schlangen zu Hakenzähnen, dann zu Furchenzähnen und endlich zu Röhrenzähnen umgewandelt werden konnten. Die Hauer des *Babirussa* (Fig. 102, S. 516) konnten durch Gebrauch nicht dazu geführt werden, durch die Backenhaut hindurchzuwachsen, denn dann hätte vorübergehend die Zahnspitze in der Haut gesteckt und wäre somit gebrauchsunfähig gewesen. Wenn die Vorfahren des Narwals zwei gleichgroße Stoßzähne hatten, so hätte intensiver Gebrauch beide Zähne gleichmäßig vergrößern müssen, denn sie konnten beim Anbohren eines Fisches oder Wales nicht bloß einen Zahn gebrauchen und den andern draußen lassen. Hier mußte Selektion einsetzen, denn zwei Stoßzähne konnten sich leicht so zwischen Knochen festrinnen, daß das Tier sie nicht wieder herauszuziehen vermochte, während ein einfacher Zahn dieser Gefahr nicht ausgesetzt war. Desgleichen dürfte es schwer sein, die Spiralfalte im Darm der Schlachter oder die in viele Knochen durch haarscine Löchelchen eindringenden Lungensäcke der Vogel bloß auf den Bewegungsmechanismus jener Organe zurückzuführen. Der Schwanz der Säuger ist gewiß sehr oft durch die Art seines Gebrauchs modifiziert worden (Springschwanz des Känguruhs, Greifschwanz der plathyrrinen Affen, Schwimmschwanz des Bibern), aber es ist unverständlich, wie der als Bettdecke dienende Schwanz des Ameisenbären seinen enormen Belang an Haaren oder der Stauberschwanz des Eichhörnchens seinen dichten Haarbesatz auf diese Weise erlangen konnten. Die Vorfahren des Chamaleons hatten sehr wahrscheinlich eine gewöhnliche Eidechsenzunge, die etwas ausgestreckt werden konnte. Aber wie war es möglich, daß bloß durch züngelnde Bewegungen dieses Organ den wunderbaren Grad von Komplikation erreichen konnte, den wir jetzt an ihm bewundern, den zentralen Knorpelstab, den schlauchförmigen Acceleratormuskel, der über ihn wie über eine schiefe Ebene hinabgleitet, den dicken Drüsennkopf an der Spitze und andres mehr (Fig. 30). Beim Holothurienfisch (*Fierasfer*) liegt die Afteröffnung ganz vorn an der Kehle, damit das Tier nur seinen Kopf aus dem After des geduldigen Wirtes herauszustrecken braucht, um die Fizes abzusetzen. Wie konnte der Gebrauch des Darms oder seine

peristaltischen Bewegungen eine so weitgehende Verschiebung des Anus bewirken! Man mag sich vorstellen, daß beim Elefanten und Rhinoceros aus rein mechanischen Gründen mit zunehmender Körpergröße auch die Haut sich verdickte und das derbe Stratum corneum die Bildung der Haare unterdrückte; aber was anders als Selektion konnte bewirken, daß die Haare an den Stellen erhalten blieben, wo sie nicht entböhrt werden konnten, nämlich an der Schwanzspitze und im Gehöreingang als Schutzmittel gegen Fliegen und als Tastapparate an den Augenlidern und Lippen!

Solcher Beispiele ließen sich ohne Mühe viele Hunderte aufzählen, ganz zu schweigen von komplizierten Augen, Gehör- und Geruchssorganen, die durch den Reiz der Licht- oder Schallwellen oder der Gase allein auch nicht Stufe für Stufe erklimmen konnten. Es gehört nur sehr wenig physiologische Bildung dazu, um einzusehen, daß der Satz: »die Funktion bestimmt die Form, jene ist das Primäre, diese das Sekundäre« nur bedingte Gültigkeit hat, und daß viele Charaktere selbst aktiver Organe sich nicht als Gebrauchswirkungen ansehen lassen. Trotzdem behaupten immer wieder die Paläontologen, das Lamarcksche Prinzip genüge zur Erklärung der Vielgestaltigkeit der Organismen, weil zufällig die Knochen, welche ihnen in erster Linie als Beobachtungsmaterial zur Verfügung stehen, in hohem Maße funktionell anpassungsfähig sind. Oder sie legen in einen Organismus Fähigkeiten hinein, von denen kein Physiologe etwas weiß. Jaekel (1902, S. 26) ist der Ansicht, daß die Hexacriniden dadurch aus den Platycriniden entstanden seien, daß sie zwischen die Costalia prima ihrer Kelchwand plötzlich eine große anale Kalkplatte einschalteten, und hebt mit gesperrtem Druck hervor, diese Umbildung sei nicht ohne aktive Willensbetätigung des Organismus zustande gekommen. Also ein so niedriges Tier wie eine Seelilie hat den »Willen«, eine neue Kalkplatte zu bilden, und darum erzeugt es diese einfach! Warum wird denn der so viel höher stehende Mensch einen Herzklappenfehler oder eine krumme Nase trotz besten »Willens« nicht los?

Daß ich die Bedeutung der Lamarckschen Faktoren (Gebrauch bzw. Nichtgebrauch und von der Selektion nichtkontrollierte, chemisch-physikalische Reize der Außenwelt) nicht unterschätze, wird der Leser

aus verschiedenen Seiten dieser Schrift (vgl. S. 145, 211, 487) ersehen haben; zusammenfassend möchte ich sagen: ihre Erblichkeit vorausgesetzt, so genügen jene Einflüsse zur Erklärung von:

1. vielen indifferenten Merkmalen; Beispiel: Temperaturveränderung bewirkt irgend eine gleichgültige Abänderung in dem Farbmuster eines Schmetterlingsflügels;
2. vielen einfachen Anpassungen aktiver Organe; Beispiel: ein Muskel wird durch Gebrauch stärker und erzeugt durch Zugreiz am Knochen eine Crista;
3. einzelnen einfachen Anpassungen passiver Organe. Beispiele S. 573.

Die Lamarekschen Faktoren versagen jedoch bei der Erklärung von:

- I. vielen Charakteren aktiver Anpassungen, obwohl dieselben einfacher Art sind. Beispiele S. 597;
- II. vielen komplizierten Anpassungen aktiver Organe. Beispiele: Leuchttorgane, Augen, Geruchs-, Gehörorgane;
- III. allen komplizierten passiven Anpassungen. Beispiele: Mimikry.

Ich bin mir wohl bewußt, daß die Unterscheidung zwischen einfachen und komplizierten Anpassungen keine scharfe ist; aber sie ließ sich nicht umgehen in einer allgemeinen Übersicht. Eine strenge Abgrenzung der bestimmenden Faktoren läßt sich nur an einem konkreten Beispiel durchführen. Hier genügt die folgende Sonderung jener Begriffe: einfache Anpassungen sind solche, welche durch eine Art von Reiz oder durch einige wenige verschiedene Reizqualitäten hervorgerufen werden; komplizierte Anpassungen hingegen können nur durch eine ganze Kette verschiedenartiger Reize entstehen, von denen jeder das Organ auf eine etwas höhere Stufe hebt. Da für jede Stufe ein ganz bestimmter Reiz notwendig ist, und ein nichtadäquater Reiz in den meisten Fällen eine Verschlechterung bewirken muß, so vermag der zufällige Wechsel äußerer Faktoren diese notwendige Linie nicht einzuhalten und kann folglich komplizierte Anpassungen nicht hervorgerufen haben. Da die letzteren bei den Organismen überwiegen und das eigentliche Problem darstellen, so ist demnach das Selektionsprinzip nicht zu entbehren.

Ich hebe zum Schluß noch einmal hervor, daß Mechanolamarckismus und Selektionismus in gleicher Weise alle Variationen auf direkte oder indirekte Reize der Außenwelt zurückführen und nur bezüglich der Häufigkeit der nützlichen Variationen differieren. Nach ersterer Auffassung treten diese bei allen Individuen im wesentlichen gleich auf, nach letzterer ungleich, was den Sieg der Besseren im Kampf ums Dasein zur Folge hat. Beide Richtungen werden also nur durch ein äußerliches Moment getrennt. Sehr viele Lamarckisten vergessen dies und glauben irrtümlicherweise die Selektionstheorie ernstlich erschüttern zu können, indem sie irgend eine Variation auf einen klimatischen Reiz zurückführen, während sie nachzuweisen haben, daß alle Individuen der betreffenden Art durch diesen Reiz in derselben Weise verändert worden sind. Dieser Beweis ist nur durch sehr ausgedehnte Versuche zu führen.

#### D. Die Darwinsche Erklärung durch natürliche Zuchtwahl.

Sie setzt meines Erachtens da ein, wo das Lamarcksche Prinzip aufhört. Daß die Selektion nicht genügt, um das Problem der Artbildung vollständig zu lösen, ist so selbstverständlich, daß ich kein Wort darüber zu verlieren brauche. Machtlos steht sie dem Ursprung der Variationen und den indifferenten oder auch schädlichen Merkmalen gegenüber. Die großen Darwinisten: Haeckel, Weismann, Wallace, Fritz Müller, Huxley und wie sie alle heißen, haben dies auch nie behauptet, und am allerwenigsten hat Darwin selbst die Tragweite der natürlichen Zuchtwahl überschätzt. Indem die Selektion als Folge des Kampfes ums Dasein aber gerade dasjenige Kapitel der Artbildung erklärt, welches dem Verständnis die größten Schwierigkeiten gewährt, die komplizierten Anpassungen, wird sie zu einem Fundamentalprinzip der belebten Natur. Ohne sie vermögen wir nicht zu begreifen, warum im Laufe der Erdgeschichte die Lebewesen stetig an Komplikation, Leistungsfähigkeit und Artenreichtum zugenommen haben, und wer sie leugnet, verfällt entweder in metaphysische Spekulationen über »Vervollkommungstriebe« und »immanente Zweckmäßigkeit« oder er verzichtet auf jede Erklärung. Die Deszendenzlehre bleibt ein Stückwerk ohne ein Verständnis der Entstehung der organischen Zweckmäßigkeit, und da für

diese die theologische und die vitalistische Erklärung nicht in Betracht kommen und die Lamarckschen Faktoren höchstens für einfache Anpassungen ausreichen, diese aber weitaus in der Minderheit sind, so ist das Selektionsprinzip der eigentliche Schlüssel zum Verständnis der organischen Zweckmäßigkeit. Wenn die Wirkung der Selektion sich auch im konkreten Falle nicht in allen Einzelheiten überschreiten läßt, so ist sie deshalb nicht weniger sicher, denn ihre Voraussetzungen, der Geburtenüberschuß, das stete Schwanken der äußeren Faktoren und die Variabilität, sind erwiesen, und auch der Kampf ums Dasein läßt sich direkt beobachten; daß er zu dem Überleben des Passendsten führt, ist eine logische Folgerung.

Daß die Selektionslehre so viel Widerstand zu allen Zeiten — in der jüngsten keineswegs mehr wie früher — gefunden hat, schreibe ich vornehmlich folgenden vier Umständen zu. Erstens drückt ihr die Unmöglichkeit, sie im konkreten Fall durch lückenlose Beobachtungen empirisch festzustellen, den Stempel einer gewissen Inexaktheit auf für den, welcher von der unrichtigen Anschauung ausgeht, eine wissenschaftliche Wahrheit allgemeinen Charakters bestehet aus einer möglichst großen Summe von Beobachtungen, während sie doch in Wirklichkeit in deren vernunftgemaßer Verknüpfung besteht.

Zweitens lassen sich viele Laien und Philosophen von religiösen Vorstellungen leiten und nehmen dann Anstoß an dem Begriff des »Zufalls«, weil sie hiern irrtümlicherweise eine Negierung einer höchsten Intelligenz, der Gottheit, sehen, die nach ihrer Meinung die ganze Welt sinnreich und nach einem Plane ausgedacht und erschaffen hat. Es ist klar, daß der Naturforscher solche religiösen Anschauungen unberücksichtigt lassen muß, da sie jenseits aller Erfahrungen liegen. Will man sich aber einmal auf diesen Boden stellen, so sind meines Erachtens zufällige Ereignisse sehr wohl denkbar, denn »Zufall« bedeutet nicht Reglosigkeit und Willkür, sondern Unkenntnis der natürlichen Ursache einer Variation oder des Zusammentreffens zweier Ereignisse bzw. Tatsachen, und ein solches Eingeständnis der Unvollkommenheit der menschlichen Erkenntnis verträgt sich sehr wohl mit dem religiösen Empfinden, weil der Mensch nicht erwarten kann, die Wege Gottes immer zu ver-

stehen. Viele Kritiker, und darunter auch naturwissenschaftlich Gebildete, fassen den Zufall irrtümlicherweise auf als eine Aufhebung der Naturgesetze und bekämpfen ihn dann von ihrem Standpunkt aus mit Recht. Ich habe schon oben (S. 194 ff.) gezeigt, daß »zufällige Variationen« solche sind, deren Entstehungsursachen uns unbekannt sind; daß sie aber nach Naturgesetzen so entstehen mußten, wie sie entstanden, ist selbstverständlich.

Drittens werden religiöse NATUREN vielfach durch die maßlose, alle menschliche Vorstellung übersteigende Verschwendungen von Keimen zurückgestoßen, welche in der Natur herrscht, und durch den brutalen Kampf ums Dasein, welcher Tausende verwirft, um einige Wenige zu erhalten, ein Verfahren, das eines liebevollen Schöpfers unwürdig zu sein scheint. Solchen Gegnern kann der Naturforscher nur antworten: wir haben nur danach zu fragen, wie die Wege der Natur sind, nicht aber, warum sie so sind.

Viertens vertreten viele Forscher auf Grund zahlreicher Beobachtungen eine geradlinige Evolution und gehen dabei von der unrichtigen Vorstellung aus, daß eine solche der Selektionslehre widerspreche. Wie ich oben (S. 507 ff.) ausgeführt habe, kann eine derartige phyletische Entwicklung entweder auf Orthoselektion oder auf Orthogenese beruhen, wobei das letztere Prinzip sehr viel weniger zu leisten vermag als das erstere.

Die einzige wirkliche Schwierigkeit des Darwinismus besteht darin, daß die Variationen erst eine gewisse Höhe erreicht haben müssen, bis sie »selektionswertig« sind, d. h. bis sie der Auslese Gelegenheit zum Eingreifen darbieten. Minimale individuelle Unterschiede können keine Selektion veranlassen. Ich habe oben (S. 109—179) ausführlich geschildert, daß diese Schwierigkeit sich bei einem eingehenden Studium des Problems als illusorisch erweist, weil einerseits das Vorkommen selektionswertiger Variationen nicht bestritten werden kann, andererseits verschiedene Mittel und Wege in der Natur existieren, um minimale Unterschiede allmählich zu vergrößern, so daß sie schließlich selektionswertig werden. Von diesen Mitteln fallen Funktionswechsel, Änderung der Existenzbedingungen, Gebrauch bzw. Nichtgebrauch und Orthogenese in das Bereich der Lamarckschen Faktoren, und deshalb kann die Selektionstheorie nicht auf die Mitwirkung der Lamarckschen

Prinzipien verzichten. Darwinismus und Lamarckismus<sup>1</sup> zusammen geben eine befriedigende Erklärung der Artbildung einschließlich der Entstehung der Anpassungen, während jede Theorie allein dies nicht vermag. Will man den Lamarckismus entbehren, so gibt es nur zwei Möglichkeiten. Entweder man behauptet mit Wallace, daß alle, auch die kleinsten, Artunterschiede nützlich oder mit nutzlichen Merkmalen korrelativ verbunden seien, was in höchstem Maße unwahrscheinlich ist, oder man entdeckt ein neues Prinzip, welches in der Natur die minimalen individuellen Abweichungen bis zur Selektionswertigkeit steigert. Weismann hatte zu dem Zwecke den Rouxschen Kampf der Teile zu seiner Germinalselektion erweitert, von deren völliger Unhaltbarkeit wir uns früher überzeugten (S. 374—384). Es ist mir immer unverständlich gewesen, warum die strengen Lamarckianer sich so ablehnend gegen das Selektionsprinzip verhalten, denn die Unzulänglichkeit der Lamarckschen Prinzipien ist so leicht einzusehen, daß aus diesem Heerlager noch nie ein ernst zu nehmender Versuch gemacht worden ist, irgend eine komplizierte Anpassung, sagen wir ein Wirbeltierauge, ein Leuchtorgan, einen Mimikryfall, zu erklären. Eimers Bemühen, die Mimikry der Blattschmetterlinge durch »Farbenphotographie« (vgl. S. 203) oder durch das regellose Spiel von Temperatureinflüssen zu erklären, ist so unhaltbar, daß jede weitere Diskussion überflüssig ist. Es ist sehr bezeichnend, daß O. Hertwig (1906), der in seiner »Allgemeinen Biologie« den Lamarckschen Standpunkt als »Biogenesistheorie« ausführlich geschildert hat, auf die Frage nach der Entstehung der Anpassung überhaupt nicht eingehet. Wir erfahren eine Fülle von Tatsachen über die bald nützlichen, bald schädlichen oder indifferenten Wirkungen der Schwerkraft, der mechanischen Kräfte, des Lichtes, der Wärme und chemischer Stoffe, aber das Kardinalproblem der organischen Zweckmaßigkeit wird überhaupt nicht erörtert. So wenig sind diese Tatsachen an sich hierfür geeignet. Und nicht besser ergeht es Schwendener (1902), welcher ebenfalls warm für den Lamarckismus im Gegensatz zur Selektion eintritt, sich aber gezwungen sieht, auf jede

<sup>1</sup> Gemeint ist natürlich nur der kausal-mechanisch ableitbare Teil des Lamarckismus, nicht dessen autogenetische und psychistische Ideen. Siehe S. 501, 594.

Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit zu verzichten, indem er schreibt (S. 162): »Daß endlich die Organismen von Stufe zu Stufe emporsteigen, zu immer höheren Differenzierungen der Organe und Gewebe fortschreiten, das liegt begründet in den Molekularkräften des lebenden Plasmas, deren Spiel wir freilich zurzeit nicht übersehen.« Im Grunde läuft der Unterschied zwischen dem Lamarckismus und dem Selektionismus darauf hinaus, ein wie hoher Prozentsatz der Individuen einer Art die nächst höhere Stufe erreicht. Nach der Selektionstheorie gelangen nur wenige Individuen zum Ziel, nach dem Lamarckschen Prinzip alle oder fast alle. Wenn man aber sieht, wie verschwenderisch die Natur mit ihren Keimen umgeht, und wie erbarmungslos sie die Lebewesen auf jeder Altersstufe im Kampfe ums Dasein vernichtet, so kann dieser Unterschied im Verlustkonto eigentlich nicht maßgebend sein und spricht jedenfalls höchstens zugunsten des Darwinismus.

Nachdem ich oben (S. 549) allgemein die Wirkungsweise der Darwinschen Faktoren, die extensive, die konservative und die selektive, kurz charakterisiert habe, sei hier noch der Umfang des Gebiets der Selektion beleuchtet. Es umschließt die Mehrzahl der Anpassungen, und zwar alle mit Ausnahme derjenigen, welche als »direkte Anpassungen« oder als Gebrauchswirkungen angesehen werden können. Es gehören hierhin diejenigen drei Kategorien, von denen ich oben (S. 599) angab, daß sie nicht durch die Lamarckschen Faktoren erklärt werden:

- I. viele Charaktere einfacher aktiver Anpassungen. Beispiele S. 597;
- II. viele, wenn nicht alle, komplizierte Anpassungen aktiver Organe. Beispiele: Leuchtorgane, Augen, Geruchs-, Gehörorgane;
- III. alle passiven Anpassungen, einfache wie komplizierte, mit Ausnahme der wenigen Fälle, welche als »direkte Anpassungen« gedeutet werden können. Vgl. die zahlreichen Beispiele, welche ich S. 24 ff. gegeben habe.

Für die Entstehung der aktivén Anpassungen, welche als Gebrauchswirkungen oder als Folgen chemisch-physikalischer Reize angesehen werden können, kommt die Selektion häufig in einer untergeordneten Weise in Betracht, nämlich als beschleunigendes Moment. Indem die

verschiedenen Individuen einer Art durch den Gebrauch oder durch die äußeren Reize verschieden stark affiziert werden, wird der Auslese Gelegenheit zum Eingreifen, geboten und es gelangen diejenigen Exemplare zur Fortpflanzung, welche am intensivsten durch jene Einflüsse verändert wurden. Umgekehrt ist es wahrscheinlich, daß bei den soeben sub I und II aufgeföhrten aktiven Anpassungen die Selektion kooperiert mit Gebrauchswirkungen, daß z. B. in einem Auge der andauernde Lichtreiz nutzliche Veränderungen, etwa eine Vermehrung der Retinazellen, bewirkt. In der Natur wirken alle artbildenden Faktoren zusammen und greifen ineinander, so daß man häufig nicht sagen kann, nur ein Moment sei verantwortlich. In letzter Linie hängt alle Evolution ab von äußeren Faktoren. Diese schaffen die Variationen und verändern den Vererbungsmechanismus und damit die Konstitution, d. h. die inneren Kräfte und korrelativen Beziehungen des Organismus. Sie sind es auch, welche zu vermehrtem Gebrauch oder zu Nichtgebrauch anregen, günstige oder ungünstige Lebensbedingungen schaffen und dadurch dem vielgestaltigen Kampf ums Dasein bald diese, bald jene Form verleihen. Daß jedoch dieser stete kaleidoskopische Wechsel der in der toten Materie herrschenden chemischen und physikalischen Kräfte die Welt der Lebewesen langsam von der Stufe einer Amöbe bis hinauf zum Menschen vervollkommen konnte, dafür gibt es zurzeit nur eine naturwissenschaftliche Erklärung, die Selektion. Ich habe nichts dagegen, wenn man sagt, die natürliche Zuchtwahl gestatte eine »mechanische« Erklärung der organischen Zweckmaßigkeit, richtiger wäre es jedoch, von einer naturgesetzlichen Erklärung zu sprechen, denn nur der Darwinismus operiert mit den uns bekannten Kräften und Gesetzen der Natur und hält sich frei von metaphysischen Verirrungen.

#### Schlußbemerkungen über die Selektion.

Zum Schluß seien noch einige Ansichten diskutiert, welche in Beziehung stehen zur Frage nach dem Geltungsbereiche der Selektion.

a) Wallaces Satz, daß alle spezifischen Merkmale nützlich sind oder früher nützlich waren oder in Korrelation mit einer Anpassung stehen, ist eine wertlose Behauptung. Denn da wir über die korrelativen Beziehungen der Organe und über die früheren Lebens-

bedingungen nichts wissen, so ist damit nur ein Deckmantel für alle indifferenten Charaktere geschaffen. Die Tatsache selbst, daß Spezieskennzeichen keine Anpassungen zu sein brauchen, sondern häufig ganz bedeutungslose Unterschiede betreffen, wird damit anerkannt, und mehr hat niemand behauptet. Niemand vermag den Beweis anzutreten, daß der weiße Schalenmundsaum von *Helix hortensis*, der schwarze von *H. nemoralis* Anpassungen sind oder daß die kleinen Unterschiede in den Strichen- und Flecken der *Apollo*-Arten diese Bedeutung haben. Näher gehe ich auf eine Kritik des obigen Satzes nicht ein, sondern verweise den Leser auf die gegen Wallace gerichteten Ausführungen von Ray Lankester (1896), Gulick (1897) und Hutton (1897 und 1899, S. 69 ff.), wo an einer größeren Zahl von Beispielen gezeigt wird, daß Speziesmerkmale nutzlos sein können und viele nach aller Wahrscheinlichkeit nie einen Nutzen gehabt haben. Für Wallace hat sich meines Wissens neuerdings nur Cockerell (1897, S. 12) ausgesprochen. Auch Weismann (1909, S. 62 und in andern Schriften) schießt weit übers Ziel, wenn er erklärt: »Alles beruht auf Anpassung«. Er verweist auf den Bau der Vogelfeder, zeigt aber nicht, daß jeder Fleck derselben zur Erhaltung des Lebens beiträgt.

b) Die Zuchtwahl ist imstande, gleichzeitig mehrere Anpassungen bei derselben Art zu züchten. Dieser Satz ist eigentlich so selbstverständlich für jeden, welcher etwas biologische Erfahrung besitzt, daß ich ihn nicht aufstellen würde, wenn nicht immer wieder das Gegenteil behauptet würde, so noch neuerdings von Wolff (1898, S. 50). Wenn eine Art einen intensiven Kampf zur Erhaltung ihrer Existenz zu führen hat, so werden in der Regel verschiedene Abänderungen ihr unter den jeweiligen Bedingungen von Vorteil sein können. Ein viel verfolgtes Nagetier kann sich z. B. durch Schnelligkeit, scharfe Sinnesorgane, durch Herstellung oder Aufsuchen besonderer Schlupfwinkel retten. Wandert eine Meeresschnecke aus dem Flachwasser in die Gezeitenzone, so können sich auf die Dauer nur solche Individuen erhalten, welche erstens sich fest ansaugen können, um der Brandung zu widerstehen, bei denen zweitens die Hautdrüsen gut funktionieren, um die Haut vor dem Eintrocknen zu bewahren, und bei denen drittens eine verstärkte Hautatmung möglich ist. Die verschiedensten anato-

mischen Veränderungen können diesen Bedürfnissen Genüge leisten, und sie alle werden durch Selektion erhalten werden.

c) Satz von Gulick und Romanes (1897, S. 34ff.): Selektion *per se*, d. h. eine bestimmte Form des Kampfes ums Dasein führt innerhalb einer Art nur zur Differenzierung in einer Richtung, divergente Entwicklung ist erst möglich, wenn eine oder mehrere Formen der Isolation hinzukommen. Dieser Satz ist ohne Zweifel richtig. Eine bestimmte Form des Kampfes ums Dasein merzt alle diejenigen Individuen aus, welche gewisse unbedingt notwendige Charaktere nicht besitzen. Dadurch entsteht ein gemeinsamer, wenngleich innerhalb gewisser Grenzen variabler Typus. Wenn die Extreme nach der einen Seite hin, z. B. alle sehr kleinen Individuen, ausgemerzt werden, so ist die Richtigkeit des Satzes sofort einleuchtend; er gilt aber auch, wenn die Mittelformen vernichtet werden und nun die Extreme nach beiden Seiten übrig bleiben, da in diesem Falle durch Kreuzung immer wieder Mittelformen erzeugt werden, wodurch der Eindruck der Einheitlichkeit des ganzen Typus trotz seiner Variationsbreite erhalten bleibt. Erst wenn irgend ein Isolationsmittel hinzukommt (siehe S. 524 ff.), kann eine Spaltung der Art in zwei oder mehrere Formen erfolgen. Die natürliche Zuchtwahl vermag also eine Art nur nach einer Richtung, wenngleich in verschiedenen Merkmalen, weiter zu entwickeln, sie bewirkt aber an sich nicht eine divergente baumförmige Evolution. Diese resultiert aus geographischer, biologischer oder sexueller Isolation, wobei zu der letzteren auch die alternative Vererbung zu rechnen ist, welche eine Entstehung von Mittelformen verhindert. Um ein Beispiel zu bringen, so erinnere ich daran, daß nach v. Wettstein manche Alpenpflanzen (Gentianen) durch die Heumaht in eine frühblühende und eine spätblühende Rasse gespalten worden sind. Wohl aber kann die Zuchtwahl die Spaltung einer Art in zwei oder mehrere Formen unterstützen, wie aus folgenden Beispielen ersichtlich ist. Wenn von einer Spezies alle mittelgroßen Exemplare ausgemerzt werden, so bleiben nur die kleinsten und die größten übrig, wobei wir annehmen wollen, daß erstere erhalten bleiben, weil sie sich besonders gut verstecken können, während letztere in ihrer Größe einen genugenden Schutz besitzen. Auf Grund dieser Großendifferenzen

werden beide Formen vielleicht geneigt sein, sich voneinander getrennt zu halten, und wenn hierzu noch eine etwas divergente Lebensweise kommt, so können zwei Rassen entstehen, die im Laufe der Zeit zu Arten werden. Von einem in der Färbung sehr variierenden Schmetterling mögen alle braunen Exemplare verschwinden aus irgend einem Grunde, während die hellen und die dunklen Individuen sich erhalten. Entwickelt sich nun infolge dieses Gegensatzes ein Rassegefühl zwischen den hellen Tieren einerseits und den dunklen anderseits, so ist die Spaltung in zwei Arten angebahnt. Eine im Flachwasser lebende Schnecke werde so sehr verfolgt, daß sie sich nur halten kann, wenn sie entweder in die Gezeitenzone oder in das tiefere Wasser überwandert. Damit ist sofort die morphologische Divergenz eingeleitet, wie wir das z. B. an den Chitonen verfolgen können (vgl. meine Abhandlung Teil C, S. 530ff.).

d) Das Selektionsprinzip darf nicht auf die anorganische Körperwelt übertragen werden. Dieser Satz richtet sich gegen Carl du Prels »Entwicklungsgeschichte des Weltalls«, in welcher der Kampf ums Dasein am Himmelsgewölbe proklamiert wird; gegen J. Walthers »Auslese in der Erdgeschichte« (Jena 1895), welcher eine Selektion darin findet, daß eine Gesteinsart oder eine Versteinerung der Zerstörung durch die Atmosphärilien länger widersteht als eine andre, und gegen dieselben Ideen bei Jensen (1907, S. 215). Das Wesen der Selektion besteht nicht darin, daß Gebilde von verschiedener Dauer sich voneinander trennen — wenn das der Fall wäre, so würden Tausende von chemischen und physikalischen Prozessen auf Selektion beruhen —, sondern ist darin zu sehen, daß durch eine Sonderung erhaltungsfähiger und erhaltungsunfähiger Körper eine Vervollkommenung, ein Fortschritt erzielt wird. Da die unbelebte Körperwelt eines Fortschritts aber überhaupt nicht fähig ist, so kann man bei ihr auch nicht von Auslese sprechen, es sei denn, daß man ausdrücklich betont, daß die organische und die anorganische Auslese vollständig differente Prozesse sind. Damit aber verliert die letztere jedes allgemeine Interesse. Vgl. S. 38.

## Schlußwort.

Die vorstehenden Kapitel werden hoffentlich gezeigt haben, daß ich weit davon entfernt bin, das Selektionsprinzip zu überschätzen und einer »Allmacht der Naturzüchtung« das Wort zu reden. Sie wirft kein Licht auf die Entstehung der elementaren Lebensvorgänge der Assimilation, der Atmung, des Wachstums, der Fortpflanzung und der Empfindung. Variabilität und Vererbung bleiben ihren Ursachen nach ungelöste Rätsel. Zahllose indifferente Merkmale, welche für die Systematik der Arten und höheren Gruppen von größter Bedeutung sind, oder, wie die rudimentären Organe, für die Richtigkeit der Deszendenzlehre schlagende Beweiskraft besitzen, hängen mit Selektion gar nicht oder nur zum geringsten Teile zusammen. Es ist ferner wahrscheinlich, daß manche einfache Anpassungen und gewisse, meist nützliche Eigenschaften der Organismen, wie die Fähigkeit, sich an Schädlichkeiten zu gewöhnen, trophisch reizbar zu sein und einen Erhaltungstrieb zu besitzen auf Grund von Lust- und Unlustgefühlen, nicht auf Zuchtwahl beruhen, sondern ebenfalls den elementaren Lebenseigenschaften zuzurechnen sind, d. h. sie entstanden zugleich mit den ersten Lebewesen. So wie eine chemische Verbindung auf Grund ihrer Atomstruktur unter bestimmten äußeren Bedingungen eine bestimmte Kristallform annimmt, so besaß schon das erste Protoplasma jene Fundamentalerscheinungen des Lebens, die sich im Aufbau und im Zerfall von Eiweißkörpern äußern. Aber es ist ein Irrtum, diese elementaren Lebensvorgänge als »primäre Zweckmäßigheit« zu bezeichnen, denn sie führen an sich ebenso oft zu Mißbildungen, Krankheiten und schädlichen Eigenschaften, wie zu zweckmäßigen Einrichtungen. Erst durch die beständige Kontrolle der Selektion erhebt sich auf diesen elementaren Fähigkeiten der Wunderbau der organischen Zweckmäßigkeit. Sie lebt in den Organismen nicht beständig als ausnahmslos wirkendes teleologisches Prinzip, wie die Vitalisten behaupten, sondern wird in jeder neuen Situation erworben durch ein großes Verlustkonto unzweckmäßig reagierender Individuen. Erst nachdem diese ausgemerzt sind, vermag die Vererbung den neuen Erwerb festzuhalten, denn er ist nun gesichert vor einer Vermischung mit minderwertigen Merkmalen. Die Selektion erklärt nicht,

warum einige Individuen eine Leistung vollbringen können, welche Hunderten ihrer Artgenossen versagt ist. Diese organische Grundeigenschaft der Variabilität muß durch zukünftige Forschungen unserm Verständnis näher gebracht werden, und die kräftig aufblühende experimentelle Biologie findet hier ein reiches Feld der Betätigung. Aber daß die Natur jeden Fortschritt der Lebewesen mühsam erkauft und erst über ein Schlachtfeld von Leichen hinweg zur höheren Stufe gelangt, wird durch die kritische Beobachtung absolut sicher bewiesen. Nur ein Anfänger im biologischen Denken kann auf die Idee kommen, daß ein paradiesischer Zustand ohne Kampf ums Dasein jemals existiert habe. Schon die ersten pflanzlichen Lebewesen waren von Schwankungen der Temperatur, des Salz- und Gasgehalts und andern Gefahren beständig bedroht, und die erste tierische Amöbe war auf niederste Pflanzen als Nahrungsquelle angewiesen. So war der Kampf ums Dasein zugleich mit dem ersten lebenden Protoplasmaklumpchen da und hat sich seitdem als Konstitutionalkampf gegen physikalische Hemmnisse aller Art und gegen Parasiten und als interspezialler Kampf der Tiere gegen die Pflanzen völlig unabhängig von jeder Übervölkerung innerhalb einer Art erhalten. Als jene Urorganismen aus der anorganischen Materie entstanden, fanden sie den beständigen Wechsel der äußerer Bedingungen schon vor, und damit setzte das große Regulationsprinzip der Natur, die Selektion, sofort ein und hob rein mechanisch, ohne das Eingreifen besonderer finaler Kräfte, die Welt des Lebens zu immer höherer Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit empor. Die in der toten und in der lebenden Materie an sich liegenden Kräfte und Fähigkeiten genügten, um aus der Amöbe im Laufe der Jahrtausende den Herrn der Schöpfung hervorgehen zu lassen.

So sind Variabilität, Vererbung und Selektion die drei organischen Triebkräfte, deren Zusammenwirken das Ansteigen der Organismen von unten nach oben bedingt haben. Jede allein wäre hierzu nicht befähigt gewesen, und daher ist es unrichtig, die eine höher zu bewerten als die andre. Existierte nur Variabilität, so hätte wohl eine Mannigfaltigkeit von Formen entstehen können, aber diese wäre ausschließlich abhängig gewesen von den äußeren Faktoren und hätte daher wie diese ruhelos um einen Ausgangspunkt oszilliert, ein Ansteigen nach einer

oder nach vielen Richtungen ware jedoch unmöglich gewesen. Erst die Vererbung macht die Organismen bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den Schwankungen der Außenwelt, denn ihr Wesen besteht darin, daß die formativen Kräfte überwiegend im Organismus selbst liegen. Damit ist die Möglichkeit gegeben, einen einmal erreichten Zustand festzuhalten. Der Kampf ums Dasein endlich und die Auslese bedingen eine Sonderung unter den erblichen Variationen: die leistungsfähigen bleiben allein erhalten, und so findet die stufenweise Vervollkommennung der Organisation ihre einfache Erklärung, denn höhere Leistungen sind im allgemeinen nur auf Grund einer komplizierteren Struktur möglich.

Fragen wir zum Schluß, ob mit dieser Einsicht unser Erkenntnistrieb völlig befriedigt wird, so ist zunächst zu antworten, daß jede wissenschaftliche Forschung nur bis zu einer Grenzlinie führt, und daß mit der Tiefe der Erkenntnis die Zahl der Probleme und Fragen stetig zunimmt. Eine absolute Wahrheit gibt es auf keinem Gebiete menschlichen Wissens, und nur die Orthodoxie behauptet aus Herrschaftsucht und Borniertheit sie zu besitzen. So schließt natürlich auch der Darwinismus die biologische Forschung nicht ab, sondern verlangt energisch das Studium der Variabilität und der Vererbung, weil diese zusammen mit dem Selektionsprinzip die stammesgeschichtliche Entwicklung bedingen. Die Lehre von der natürlichen Zuchtwahl bedeutet kein Schlummerkissen, sondern nur einen Schritt vorwärts in dem Bestreben, in die Geheimnisse des Lebens einzudringen. Der richtige Standpunkt ist nach meiner Meinung der, weder von einer »Allmacht« noch von einer »Ohnmacht« der natürlichen Zuchtwahl zu sprechen, sondern sie, so wie es unser großer Meister Darwin tat, als einen wichtigen Faktor zu bezeichnen, welcher zusammen mit andern Kräften die Welt der Organismen regiert.

Das Problem der Artbildung darf nicht einseitig behandelt werden, weder ausschließlich vom Lamarckschen noch vom selektionistischen Standpunkte; nur die Vereinigung beider Prinzipien führt zum Ziele. Auch darin hat Darwin das Richtige getroffen, und ich hoffe, daß die biologische Forschung der nächsten Jahrzehnte zu ihm zurückkehren und ebenso sehr den einseitigen Neolamarckismus von Eimer, Pauly u. a., wie den utrierten Selektionismus von Wallace und Weismann

aufgeben wird. Die Vererbungslehre des großen Freiburger Zoologen führt zu unhaltbaren Folgerungen, und wenn sie sich zurzeit auch nicht in allen Punkten streng widerlegen läßt, so neigt sich das Zünglein der Wage doch schon bedenklich zu ihren Ungunsten. Da nach ihr alle aktiven Kräfte des Organismus für die Evolution nicht in Betracht kommen, und nur die vom regellosen Spiel der Naturkräfte erzeugten Änderungen des Keimplasmas Bedeutung haben sollen, so werden die Lebewesen zu Automaten degradiert, die selbst keinen Anteil an ihrer phyletischen Weiterentwicklung haben. Diese Auffassung verletzt unser biologisches Empfinden, da wir täglich beobachten können, wie groß der direkte und indirekte Einfluß der Lebensweise auf die Gestalt ist. Der beste Beweis ihrer Unhaltbarkeit aber scheint mir der zu sein, daß Weismann durch sie zur Aufstellung seiner Germinalselektion gedrängt worden ist, welche von physiologisch undenkbareren Voraussetzungen ausgeht und daher ein von Anfang an nicht lebensfähiges Kind seiner Phantasie ist. Weismanns große Verdienste sollen durch diese Kritik nicht geschmälert werden, denn auch der Irrtum ist ein Weg des Fortschritts, sobald er als solcher erkannt ist. Und zu dieser Erkenntnis hat uns nicht zum wenigsten die Konsequenz geführt, mit der Weismann seine Grundidee bis zu ihren letzten Folgerungen ausgearbeitet hat.

---

## Literatur-Verzeichnis.

In das folgende Verzeichnis sind in erster Linie Schriften aufgenommen worden, die seit 1880 erschienen sind. Aus einer früheren Zeit sind nur besonders wichtige Abhandlungen berücksichtigt worden. Die Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit; manche Schriften werden mir entgangen sein, viele andre sind absichtlich fortgelassen worden, weil sie sich nicht kritisch, sondern einfach referierend und populärisierend über darwinistische Fragen äußern, oder weil sie, wie z. B. die Arbeiten von Dennert, vom theologischen Standpunkt aus naturwissenschaftliche Probleme behandeln. Ferner sind nur solche Arbeiten hier zusammengestellt worden, welche vom zoologischen oder botanischen Standpunkte aus für oder gegen den Darwinismus und die mit ihm im engsten Zusammenhang stehenden Fragen Stellung nehmen. Endlich sind viele spezielle Arbeiten nur im Text zitiert worden.

Hinsichtlich früher erschienener Verzeichnisse darwinistischer Schriften verweise ich auf:

Taschenberg, O., *Bibliotheca zoologica II*, 1. Leipzig 1881. S. 517—557. (1861—80). Die Literaturangaben des »Zoolog. Anzeigers« unter »Deszendenzlehre« seit 1879.

Spengel, J. W., *Die Fortschritte des Darwinismus*. Köln, E. H. Mayer. 4 Hefte. 1874, 1875, 1879, 1882. Behandelt die Literatur von 1872—1882. Auch erschienen in Klein, *Revue d. Naturwiss.*

Seidlitz, G., *Die Darwinische Theorie* 2. Aufl. Leipzig 1875.

\*Holder, Fr., *Charles Darwin, his life and work*. New-York, London 1891.

Ein vorgesetztes \* bedeutet, daß mir die Arbeit entweder gar nicht oder nur nach einem Referat, aber nicht im Original bekannt ist.

Um dem Anfänger das Studium dieser fast schon unübersehbar großen Literatur zu erleichtern, habe ich die besonders wichtigen oder auch zur Einführung besonders geeigneten Arbeiten durch ein vorgesetztes + kennlich gemacht, und zwar auch diejenigen der wichtigsten Gegner.

Alle Freunde der Deszendenzlehre seien auf das von Dr. Plotz, Dr Nordenholz und mir herausgegebene *Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie*, Leipzig, B. G. Teubner, aufmerksam gemacht, welches fortlaufend über alle wichtigen Publikationen referiert. Erschienen sind bis jetzt 10 Bände (à 20 Mk.) der Jahre 1904 bis 1913.

### Abkürzungen.

Abstl.	Ahstammungslehre.
Am. Nat.	American Naturalist.
Cbl.	Zentralblatt.
D.	Deutsch.
Entw.-Mech.	Archiv für Entwicklungs-Mechanik.

Exp.	Experiment, experimentell.
Ind. Abstl.	Zeitschrift für induktive Abstammungslehre.
J. exp. Z.	Journal of experimental Zoology.
Nat. Wochschr.	Naturwiss. Wochenschrift, Jena, G. Fischer.
Proc.	Proceedings.
P. Z. S.	Proceedings of the Zool. Society London.
Rassbiol.	Archiv f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie.
S. B.	Sitzungsberichte.
Selekt., Selektprinzip.	Selektion, Selektionsprinzip.
Vbg. Vbgsl.,	Vererbung, Vererbungslehre.
Z.	Zeitschrift.
Z. J. (Anat., Syst., Allg.)	Zoolog. Jahrbücher. Anatom., Systematische, Allgemeine Abteilung.

- Abel, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1912.
- Aldrich, J. M., Courtship among the flies, in: Am. Nat. 28, 1894, S. 35—37.
- Ammon, O., Der Abänderungsspielraum. Ein Beitrag zur Theorie der natürlichen Auslese, in: Nat. Wochschr. 1896. Nr. 12, 13, 14. Auch separat erschienen. Berlin 1896. Dümmlers Verlag.
- Askenasy, E., Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lehre. Leipzig 1872.
- Aurivillius, Chr., Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter, in Bihang Svenska Vet. Akad. Handl. 5, Nr. 25, 1880.
- Bär, von, K. E., Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaft. Petersburg 1876. Kap. V. Über Darwins Lehre, S. 235—480.
- Bail, Beobachtungen über das Leben der Wasserspinne (*Argyroneta aquatica*). Nat. Wochschr. 6, 1907, S. 625—635.
- Bailey, L. H., Exp. evolution amongst plants, in: Am. Nat. 29, 1895, S. 318 bis 325.
- , Neo-Lamarckism and Neo-Darwinism, ebd. 28, 1894, S. 661—678.
- , The survival of the unlike, in: Proc. Am. phil. Soc. Philadelphia. 35, 1896, S. 88—111.
- , Survival of the unlike. London 1896, S. 516. Ref. in: Am. Nat. 31, S. 140 bis 142.
- + Baldwin, J. Mark, Organische Selektion, in: Biol. Cbl. 17, 1897, S. 385—387. Dasselbst noch einige Literaturverweise. Derselbe Aufsatz auch in: Nature 55, 1896, S. 558 und in: Revue scient. 24 Juillet 1897, S. 123.
- , A new factor in evolution, in: Am. Nat. 30, 1896, S. 441—451, 536—553.
- Baron, R., Nouvelles considérations théoriques et expérimentales sur la loi Delboeuf, in: Bull. scient. France Belgique 25, 1893, S. 155—173.
- , La loi de Delboeuf, ebd. 22, 1890, S. 122—137.
- + Bateson, W., Materials for the study of Variation. London, Macmillan, 1894.
- + Becher, E., Theoret. Beiträge zum Darwinismus. Rassbiol. 7, 1910, S. 137—58. 265—89.
- , Leben und Seele. D. Rundschau 39, 1912. S. 264—77.
- Becher, S., Besprechung von H. Driesch, Philosophie des Organischen. Götting. gelehrte Anz. 1911, S. 201—40.

- Bechier, S., Seele, Handlung und Zweckmäßigkeit im Reich der Organismen. Ann. Naturphil. 10, 1911, S. 269—313.
- Beddard, F. E., Animal coloration. London 1892.
- Bernhardt, H., Über die Vererbung der inneren Knochenarchitektur beim Menschen. Z. f. d. Ausbau der Entwicklungstlehre 1, 1907, S. 305—322.
- Blaringhem, L., Les Transformations brusques des êtres vivants. Paris, E. Flammarion, 1911, 353 S. (Bibl. de Philosophie scient.).
- , Mutation et Traumatismes. Bull. scient. France et Belgique 1907.
- Bohm, J. H., Seitzgasts Lehre von der Individualpotenz kritisch beleuchtet und deren Unhaltbarkeit nachgewiesen. Leipzig, H. Voigt, 1879, 76 S.
- Bonnier, G., Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Rev. gén. de Bot. II, S. 513 (nach Zitat).
- , Rech. expér. sur l'adaptation des plaoctes au climat alpin. Ann. Sc. nat., Bot. 20, 1894.
- Bordage, E., A propos de l'hérité des caractères acquis. Bull. scient. France et Belgique (7) 54, 1910, S. 51—88.
- Boulenger, G. A., On the variations of the evening primrose (*Oenothera biennis* L.). J. of Bot. 45, 1907, S. 353—363.
- Boveri, Th., Die Organismen als historische Wesen. Rektoratsrede. Wurzburg, H. Sturtz, 1896.
- Braun, Fr., Zur geschlechtlichen Zuchtwahl der Sperlingsvogel, in: J. Ornithol. 47, 1899, S. 293—306.
- Braus, H., Exp. Beitrag z. Morphologie I, Heft 2: Vorderextremität und Operculum bei Bombinatorlarven. 1906, S. 139—220. Leipzig, W. Engelmann.
- Bresca, G., Exper. Untersuchungen über die sec. Sexualcharaktere der Tritonen. Entw.-Mecl. 29, 1910, S. 403—31.
- Bristol, C. L., Ottersheep. Am. Nat. 42, 1908, S. 282.
- Brooks, W. K., Lamarck and Lyell: a short way with Lamarckians, in: Nat. Sc. 8, 1896, S. 89—93.
- , Lyell and Lamarckism, a rejoinder, ebd. 9, 1896, S. 115—119.
- \* —, The law of heredity: A study of the cause of variation and the origin of living organisms. Baltimore 1883.
- , The foundations of zoology. New York 1893. Macmillan Cy. 345 S.
- Brunelli, G., La Metamorfosi degli insetti e la filogenesi dei Coleotteri, in: Rivista Ital. d. Sc. nat. 24, 1904.
- Bueckers, P. G., Abstammungslehre. Leipzig, Quelle u. Meyer. 1909, 354 S.
- \* Bumpus, H. C., The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow. Biolog. Lect. Marine Biol. Laboratory Woods Hole 1896/97. Boston 1898, S. 209—226. Mir war nur ein Referat zugängig in: Revue scient. 22 Avril, 1899, S. 502 unter dem Titel: L'élimination des moins aptes und die Besprechungen von Harris.
- Burbank, L., The Training of the human plant, New York, 1907.
- v. Buttel-Reepen, H., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, sowie Beitr. zur Lebensweise der solitar. und sozial. Bienen. Leipzig, G. Thieme, 1903. 132 S.
- Castle, W. E., Heredity in relation to evolution and animal breeding. London, New York, Appleton and Co. 1912, 184 S.
- , The inconstancy of unit characters. Am. Nat. 46, 1912, S. 352—362.

- Castle, W. E. and Phillips, J. C., On germinal transplantation in vertebrates. Carnegie Inst. Publ. Nr. 144. Washington 1911.
- Catchpool, E., An unnoticed factor in evolution, in: Nature 31, S. 4, Nov. 1884.
- † Cesnola, A. P., Preliminary note on the protective value of colour in *Mantis religiosa*. Biometrika 3, 1904, S. 58.
- , A first study of natural selection in *Helix arbustorum*. Biometrika 5, 1907, S. 387—399.
- Chauvin, M. v., Über die Verwandlungsfähigkeit des mexik. Axolotl. Z. f. wiss. Zool. 41, 1885, S. 365—389.
- Child, C. M., The physiological basis of restitution of lost parts. J. exper. Zool. 5, 1908, S. 485—502.
- Claparède, E., La sélection naturelle et l'origine de l'homme, in: Rev. Cours sc. 7, 1870, S. 564—571. Besprechung von Wallace, Contributions to the theory of nat. selection.
- Claus, C., Über die Wertschätzung der natürlichen Zuchtwahl als Erklärungsprinzip. Vortrag. Wien 1888.
- Cockerell, T. D. A., Physiological specific characters, in: Nature 56, 1897, S. 11, 12.
- , The utility of specific characters, ebd. S. 31.
- , Definite variations, ebd. 55, 1896, S. 439.
- \* Coe, Ch. Cl., Nature versus natural selection. London 1895, S. 591. Ref. in: Nature 53, 1896, S. 386.
- Conklin, E. G., Discussion of the factors of organic evolution from the embryological standpoint, in: Proc. Am. phil. Soc. Philadelphia 35, 1896, S. 78—88.
- Cope, E. D., The origin of the fittest, Essays on Evolution. London 1887.
- , The energy of evolution, in: Am. Nat. 28, 1894, S. 205—219.
- † —, The primary factors of organic evolution. Chicago 1896.
- Correns, C., Besprechung von de Vries' Mutationstheorie I, in: Bot. Zeitg. 60, 1902, II, S. 3—9.
- , Exp. Untersuch. über d. Entstehung der Arten auf bot. Gebiet. Rassbiol. 1, 1904, S. 27—52.
- Cox, Ch. F., Charles Darwin and the Mutation theory. Am. Nat. 43, 1909, S. 65—91. Auch in Ann. New York Acad. Sci. 18, 1908, S. 431—51.
- \* Cramer, Fr., The logic of Darwin, a study in scientific method. Chicago, A. C. McClurg and Co., 1896. Ref. in: Nature 56, 1897, S. 609—611.
- † Crampton, H. E., Experimental and statistical studies upon Lepidoptera, I Variation and Elimination in *Philosamia cynthia*. Biometrika 3, 1904, S. 113 bis 130.
- , On a general theory of adaptation and selection. J. exp. Zool. 2, 1905, S. 425—430.
- Cuénot, L., Sur une Sole à deux faces colorées. Bull. Station biol. Arcachon 8, 1904/5.
- , La genèse des espèces animales. Paris, Alcan, 1911, 496 S.
- † Cunningham, J. T., An experiment concerning the absence of color from the lower sides of flatfishes. Zool. Anz. 14, 1891, S. 27—32, mit 1 Abbild.
- , The evolution of flatfishes, in: Nat. Sc. 1, 1892, S. 191—199.

- † Cunningham, J. T., Neuter insects and Darwinism, ebd. 4, 1894, S. 281—282.  
—, The origin of species among flatfishes, ebd. 6, 1895, S. 169—177, 233—239.  
—, Lyell and Lamarckism, a reply to Prof. Brooks, ebd. 8, 1896, S. 326—331.  
—, The utility of specific characters, in: Nature 54, 1896, S. 522, 523.  
—, The species, the sex and the individual, in: Nat. Sc. 13, 1898, S. 184—192,  
233—239.  
—, Prof. Weldon's evidence of the operation of nat. selection, ebd. 14, 1899, S. 38—45  
Im wesentlichen derselbe Inhalt auch in: Nature 58, 1898, S. 593, 594.  
—, Sexual dimorphism in the animal Kingdom, London 1900, 317 S., 32 Textfiguren  
—, Unisexual inheritance. Biol. Cbl. 22, 1902, S. 1—9, 33—41.  
Dahl, Fr., Die Bedeutung der geschl. Zuchtwahl bei der Trennung der Arten, in:  
Zool. Anz. 12, 1889, S. 262—266.  
† Darwin, Ch., Uher die Entstehung der Arten. 6. Aufl. Deutsch von J. V. Carus.  
Stuttgart 1876  
—, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Nach  
der 2. engl. Ausgabe. Deutsch von J. V. Carus. 2 Bde. Stuttgart 1899.  
—, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. 4. Aufl.  
Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1883.  
† Darwin, Ch. and Wallace, A., On the tendency of species to form varieties  
and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection.  
J. Proc. Linnean Soc. (Zool.) 3, London 1859, S. 45—62. Hierin  
S. 53—62 der Aufsatz von Wallace: On the tendency of varieties to depart  
indefinitely from the original type.  
Darwin, Fr., On movement of plants, habit, mimic theory. Address of the Pre-  
sident Brit Assoc. Advanc. Sci. Duhlin 1908.  
—, Darwinism, Fifty years of.... New York, Holt, 1909 (Reden bei der Darwin-  
feier der Am. Assoc. Advanc. Sci. von Poulton, Jordan, Wilson,  
Mac Dougal, Castle, Davenport, Eigenmann, Oshorn)  
Davenport, C. B., The animal ecology of the Cold Spring Sandspit. Decennial  
Publ University Chicago 10, 1903, S. 157—176.  
—, Evolution without mutation. J. exp. Zool. 2, 1905, S. 139—143.  
—, The transplantation of ovaries in chickens. J. of Morph. 22, 1911, S. 111—122.  
Davis, B. M., Genetical studies on *Oenothera*. Ann. Nat. 44, 1910, S. 108—115;  
45, 1911, S. 193—233.  
Deegener, P., Das Duftorgan von *Hedysarum hectarus* L. Z. f. wiss. Zool. 71,  
1902, S. 276—294.  
† Delage, Yves, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les  
grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895. — 2. éd. 1903,  
912 S.  
Delage, Y. und Goldsmith, M., Die Entwicklungstheorien. Aus dem franz.  
übersetzt von R. Thesing. Leipzig, Thomas, 1911.  
Delboeuf, J., Les mathématiques et le transformisme, in: Rev. scient. 19, 1877,  
S. 669—679. Desgl.: Ein auf die Umwandlungstheorie anwendbares mathemat.  
Gesetz, in: Kosmos 2, 1877/78, S. 105—127.  
Demoll, R., Die Mundteile der solitären Apiden. Z. f. wiss. Zool. 91, 1908,  
S. 1—51.  
—, Die Bedeutung der Proterandrie bei Insekten. Z. J. (Syst.) 26, 1908.

- † **Detto, C.**, Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodolog. Kritik des Erklärungsprinzips und der botan. Tatsachen des Lamarckismus. Jena, G. Fischer, 1904, 214 S. Ausführl. Ref. in Arch. f. Kassenbiol. 2, 1905, S. 281—287.
- , Über den Begriff des Gedächtnisses in seiner Bedeutung f. d. Biologie. Nat. Wochschr. 4, 1905, S. 657—667.
- Dixey, F. A.**, Mr. Merrifield's exper. in temperature-variation as bearing on theories of heredity. Trans. Ent. Soc. London 1894.
- Dodel-Port, A.**, Wesen und Begründung der Abstammungs- und Zuchtwahl-Theorie in zwei gemeinverständlichen Vorträgen. Zürich 1877.
- Döderlein, L.**, Phylogenetische Betrachtungen, in: Biol. Cbl. 7, 1887, S. 394—402.
- † **Dohrn, A.**, Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig 1875.
- Draeger, H.**, Die Fleischschafzucht auf Merinogrundlage, bearbeitet nach der französischen Entwicklung. Hannover, Schaper, 1912.
- Dreyer, Z.** Ziele und Wege der biol. Forschung. Jena 1892.
- Driesch, H.**, Entwicklungsmechanische Studien VI, in: Z. wiss. Zool. 55, 1893.  
—, Die Maschinentheorie des Lebens, in: Biol. Cbl. 16, 1896, S. 353—368.
- †—, Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig, Barth, 1905, 246 S.
- †—, Philosophie des Organischen. 2 Bde., Leipzig, Engelman, 1909.
- Du Bois-Reymond, E.**, Darwin versus Galani. Rede in der öffentl. Sitzung der kgl. preuß. Akademie d. Wiss. am 6. Juli 1876. Berlin 1876.
- Ehrenfels, Chr. v.**, Beiträge zur Selektionstheorie. Ann. d. Naturphilos. 3. 1903, S. 71—95.
- , Zur Frage des Selektionswertes kleiner Variationen. Rassbiol. 1, 1904, S. 190 bis 194.
- † **Eimer, Th.**, Die Entstehung der Arten. I. Teil. Jena, Fischer, 1888.
- †—, Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig, W. Engelman, 1897. (Teil II der Entstehung der Arten.)
- , Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.
- , dasselbe. Teil II. Jena 1895.
- und **Fickert, C.**, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schwimmvögeln nach der Zeichnung dargestellt, in: Abh. Leop. Carol. Akad. 77, 1901, S. 1—110.
- Emery, C.**, Einige Bemerkungen zu Herrn Dr. G. Wolffs Aufsätze zur Kritik der Darwinschen Lehre, in: Biol. Cbl. 10, 1890/91, S. 742—744.
- †—, Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie, ebd. 13, 1893. S. 397—420.— Nr. V, Naturauslese, ebd. 14, 1894, S. 721—727. — 17, 1897. Nr. IX, Variationsrichtungen und Germinalselektion, S. 142—146.
- Engelmann**, Über experimentelle Erzeugung zweckmäßiger Änderung der pflanzlichen Chromophylle durch farbiges Licht. Arch. f. Anat. u. Phys. (phys. Abtlg.) 1902.
- Ewart, J. C.**, The experimental study of variation. Rep. Brit. Ass. Advance. Sc. Glasgow 1901 oder Nature 64, 1901, S. 482—88.
- Fechner, G. Th.**, Ideen zur Schöpfungs- und Entwicklungsgeschichte der Organismen. Leipzig 1873. 108 S.

- Federley, H., Lepidopterologische Temperaturexperimente. Mit bes. Berücksichtigung der Flugelschuppen. Diss. Helsingfors 1906, 116 S. 3 Taf.
- Fischer, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Z. f. Entomol. 6, 1901, S. 49, 363, 377. — 7, 1902.
- , Über die Ursachen der Disposition und Frühsymptome der Raupenkrankheiten. Biol. Cbl. 26, 1906, Nr. 13—16.
- Fleischmann, A., Die Deszendenzlehre. Leipzig, Georgi, 1901, 274 S.
- , Die Darwinische Theorie. Gemeinverständliche Vorlesungen. Leipzig. G. Thieme, 1903, 402 S. 26 Textfig.
- Focke, W. O., Betrachtungen und Erfahrungen über Variation und Artbildung. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 1907, S. 68—87.
- Forel, A., Über Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Z. J. Suppl. VII, Festschrift f. A. Weismann 1904, S. 571—586.
- Francé, R. H., Der heutige Stand der Darwinischen Fragen. Leipzig, Th. Thomas, 1907, 163 S.
- Frauz, V., Was ist ein höherer Organismus? Biol. Cbl. 31, 1911, S. 1—21, 33—41.
- Friese, H. und v. Wagner, Fr., Zool. Studien an Hummeln. I. Die Hummeln d. deutsch. Fauna. Z. J. (Syst.) 29, 1910, S. 1—104.
- Fruhwirth, C., Allgemeine Züchtungslehre der landwirt. Kulturpflanzen 3. Aufl. Berlin, Parey, 1909.
- , Untersuchungen über den Erfolg und die zweckmäßigste Art der Durchführung von Veredelungsauslese. Züchtung bei Pflanzen mit Selbstbefruchtung. Rassbiol. 4, 1907, S. 145—170, 281—313.
- , Zuchtsarten bei landwirtschaftl. Pflanzenzüchtung. Ill. landwirt. Ztg. 1908, Nr. 61 u. 63. [Zur raschen Orientierung besonders geeignet.]
- , Die syst. Einteilung und Benennung der Getreidesorten. Fühlings landwirt. Ztg. 57, 1908, S. 121—32.
- , Das deutsche Ausleseverfahren bei Veredelungsauslese-Züchtung. ebd. S. 545—54
- Fuchs, R. F., E. Fisebers (Zürich) exper. Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Entw.-Mech. 16, 1903, S. 651—679.
- Gaidukov, N., Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Farbung lebender Oscillarien. Anb z. d. Ahlg. Akad. Wiss. Berlin 1902.
- , Die komplementäre chromat. Adaptation bei *Pophyra* und *Phormidium*. Ber. D. Bot. Ges. 1906, 24, S. 1—5. Dasselbst weitere Lit.
- Gallardo, A., Variation temporaire des caractères sexuels secondaires chez une femme multipare. Bull. scient. France et Belgique 46, 1913, S. 344—46.
- Gates, R. R., Mutation in *Oenothera*. Am. Nat. 45, 1911, S. 577—606.
- , Mutations in plants. Bot. Journal, Oct. 1912.
- , Studies on the variability and heritability of pigmentation in *Oenothera*. Ind. Abstl. 4, 1911, S. 337—72.
- Gebhardt, W., Die spezielle funktionelle Anpassung der Röhrenknochen-Diaphyse. Entw.-Mech. 30, Teil II, 1910, S. 516—534.
- Geddes, P. and Thomson, J. A., The evolution of sea. London 1889. XVI u. 322 S. Ref. von V. Häcker in: Biol. Cbl. 10, 1890, S. 309—317.
- Geerts, J. M., Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. D. bot. Ges. 29, 1911, S. 160—166.

- Giard, A.**, Les mathématiques et le transformisme, in: *Revue scient.* 19, 1877, S. 771—774.
- , Les facteurs de l'évolution, in: *Rev. scientif.* 44, 1881, S. 641—648.
- , The principle of Lamarck and the inheritance of somatic modifications, in: *Nature* 43, 1891, S. 328—332.
- Goebel, K.**, Über Studium und Auffassung der Anpassungerscheinungen bei Pflanzen. München 1898. Verlag d. Akademie.
- Goette, A.**, Über Vererbung und Anpassung. Rektoratsrede. Straßburg 1898.
- , Lehrbuch der Zoologie. Leipzig, W. Engelmann, 1902.
- Grober, J.**, Leistung und Masse. *Nat. Wochschr.* 7, 1908, S. 433—37.
- Groos, R.**, Die Spiele der Tiere. 2. Aufl. Jena, Fischer, 1907.
- † **Günther, K.**, Der Darwinismus und die Probleme des Lebens, zugleich eine Einführung in das heimische Tierleben. Freiburg i. Br. 1904, 460 S.
- , Zur geschlechtl. Zuchtwahl. *Rassbiol.* 2, 1905, S. 321—335.
- , Der Kampf um das Weib in Tier- und Menschenentwicklung. Stuttgart, Strecker u. Schröder, 1909, 113 S., 4 Taf., 50 Textfig. 1,50 Mk.
- Gulick, J. T.**, The variations of species as related to their geograph. distribution, illustrated by the Achatinellinae, in: *Nature*. 18. July 1872.
- , Diversity of evolution under one set of external conditions, in: *J. Linn. Soc. London (Zool.)* 11, S. 496—505.
- , Divergent evolution through cumulative segregation, *ebd.* 20, 1888, S. 189—274.
- , Intensive segregation, or divergence through independent transformation, *ebd.* 23, 1890, S. 312—380.
- , Divergent evolution and the Darwinian theory, in: *Am. J. (3)* 39, 1890, S. 21—30.
- , The utility of specific characters, in: *Nature* 55, 1896/97, S. 508—509.
- , Indiscriminate separation under the same environment, a cause of divergence. *Nature*, August 14, 1890.
- , Divergence under the same environment as seen in the Hawaiian snails. *Am. Nat.* 38, 104, S. 494—496.
- † —, Evolution, racial and habitudinal. Washington 1905. Carnegie Institution, Publicat. 25, 269 S. 3 Taf. — Ref. *Rassbiol.* 3, 1906, S. 264—267.
- Guthrie, C. C.**, Further results of transplantation of ovaries in chickens. *J. exper. Biol.* 5, 1908, S. 563—76.
- Haacke, W.**, Gestaltung und Vererbung. Leipzig, Weigel Nachf., 1893.
- , Aus der Schöpfungswerkstatt. 2. Aufl. Berlin 1897.
- Haase, E.**, Untersuchungen über die Mimikry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden, in: *Biblioth. zool.* Nr. 8, 1891.
- † **Haeckel, E.**, Generelle Morphologie. 2 Bde. 1866. — Neudruck, Berlin, G. Reimer, 1906.
- † —, Natürliche Schöpfungsgeschichte. 10. Aufl. 30 Tafeln, 2 Bde. Berlin, G. Reimer.
- , Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jena 1875, H. Dufft.
- Haecker, Val.**, Über die neueren Ergebnisse der Bastardlehre und ihre Bedeutung für die praktische Tierzucht. *Rassbiol.* 1, 1904, S. 321—38.
- Halban, J.**, Die Entstehung der Geschlechtscharaktere, eine Studie über den formativen Einfluß der Keimdrüse. *Arch. f. Gynäk.* 70, 1903, S. 205—368.
- Hamann, O.**, Entwicklungslehre und Daryinismus. Jena 1892.

- v. Hansenianus, D., Deszendenz und Pathologie. Berlin, Hirschwald 1909, 488 S.
- Harms, W., Überpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Versuche an Lumbriciden. *Entw.-Mech.* 34, 1912, S. 90—131.
- Harris, A. J., The biometric proof of the pure line theory. *Am. Nat.* 45, 1911, S. 346—63.
- , A neglected paper on natural selection in the English sparrow, ebd S. 314—18.
- , The measurement of natural selection. *Popular Science Monthly* 1911, S. 521—38.
- , Further observations on the selective elimination of ovaries in *Staphylinidae*. *Ind. Abstl.* 5, 1911, S. 173—188.
- , On differential mortality with respect to seed weight occurring in field cultures of *Phascolinus vulgaris*. *Am. Nat.* 46, 1912, S. 512—24.
- †Hartmann, E. v., Wahrheit und Irrtum im Darwinismus. Berlin 1875.
- †—, Das Problem des Lebens. Bad Sachsa i. H., 1906, H. Haecke, 440 S. — Teile davon auch in: *Annal. d. Naturphilosophie* 2, 1903, S. 284—355 und in *Arch. f. syst. Philosophie* 9, 1903.
- Hatschek, B., Entgegnung, betr. die Krise des Darwinismus, in: *Wiss. Beilage* 15. Jahresber. Philos. Ges. a. d. Univ. Wien S. 35—38. Leipzig 1902.
- , Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig, W. Engelmann, 1903, 44 S.
- Headley, F. W., Evolution and the question of chance, in: *Nat. Sc.* 14, 1899, S. 356—363.
- , Problems of evolution London 1900, Duckworth, 375 S.
- Hegar, A., Korrelationen der Keimdrusen und Geschlechtsbestimmung, in: Hegars Beitr. z. Geburtshilfe u. Gynak. 7, 1903.
- Helineke, Fr., Naturgeschichte des Herings: I Die Lokalformen u. d. Wanderungen des Herings. Abh. Deutsch. Seefischerei-Ver. 2, 1898 Separat. Berlin, O. Salle 26 Taf.
- Heinroth, O., Beobachtungen bei einem Einbürgerungsversuch mit der Brautente (*Lampronessa sponsa*). *J. f. Ornith.* 1910, S. 101—156.
- Henslow, G., The origin of species without the aid of natural selection, in: *Nat. Sc.* 5, 1894, S. 257—264.
- \*—, The origin of plantstructures by selfadaptation to the environment. London 1895.
- \*—, The origin of floral structures by insects and other agencies. London 1895.
- , Does nat. selection play any part in the origin of species among plants, in: *Nat. Sc.* 11, 1897, S. 166—180.
- , Scientific proofs versus apriori assumptions, ebd. 13, 1898, S. 103—108.
- , Mimetic resemblances in animals and plants, ebd. 14, 1899, S. 121—127.
- Hering, E., Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Ostwalds Klassiker der exakten Wiss. Nr. 148, Leipzig, Engelmann
- Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Jena, G. Fischer, 1912. 478 Abbild. 787 S.
- Hilgendorf, F., *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. *Monatsber. Berlin. Akad. Wiss.* 1866.
- , Der Übergang des *Planorbis multiformis trochiformis* zum *Pl. mul. oxyostomus*. *Arch. f. Nat.* 1901. Suppl. S. 331—346.

- \*Holder, Fr., Charles Darwin: His life and work. New-York, London, G. P. Putnams Sons, 1891. Ref. in: Nature 44, 1891, S. 337—339.
- Holmes, S. J., The problem of form regulation. Entw.-Mech. 17, 1904, S. 265 bis 305.
- , Regeneration a functional adjustment. J. exp. Zool. 4, 1907, S. 419—30.
- , The categories of variation. Am. Nat. 43, 1909, S. 275—85.
- Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig. W. Engelmann, 1907. Schlußkapitel (S. 208—241) über »direkte Anpassung«.
- Honing, J. A., Die Doppelnatür der *Oenothera lam.* Ind. Abstl. 4, 1911, S. 227 bis 78.
- Houssay, F., Quelques remarques sur les lois de l'évolution, in: Bull. sc. France Belgique 24, 1892, S. 130—160.
- , Variations expérimentales. Études sur 6 générations de poules carnivores. Arch. Zool. exp. (4) 6, 1907, S. 137—332.
- Humphreys, D., On a new variety in the breeds of sheep. Philos. Transact. Roy. Soc. London 1813. Part. I, S. 88—95.
- Hutton, F. W., The place of isolation in organic evolution, in: Nat. sc. 11, 1897, S. 240—246.
- , The problem of utility, in: J. Linn. Soc. London (Zool.) 26, 1897, S. 330 bis 334.
- Hyatt, Alpheus, Lost characteristics, in: Am. Nat. 30, 1896, S. 9—17.
- Jacobi, A., Über den Funktionswechsel im Tierkörper. Abb. naturwiss. Ges. Isis. Dresden 1906, S. 108—120.
- Jaekel, O., Darwinismus und Deszendenzlehre, in: Himmel und Erde. 1898.
- , Über verschiedene Wege phylogenet. Entwicklung, in: Verh. V. internat. Zoologenkongress in Berlin 1901. Jena 1902, S. 1058—1117. Auch separat. Jena, G. Fischer, 1902.
- †Jäger, G., In Sachen Darwins. Stuttgart 1874.
- , Die Darwinsche Theorie und ihre Stellung zu Moral und Religion. Stuttgart 1869.
- Jameson, H. Lyster, On a probable case of protective coloration in the house-mouse, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 26, 1898, S. 465—474.
- Japha, A., Die Trutzstellung des Abendpfauenauge (*Smerinthus ocellata*). Zool. J. (Syst.) 27, 1909, S. 321—28.
- Jennings, H. S., Behaviour of the lower organisms. — Columbia Univ. Biol. Ser. 10. New-York 1906, 366 S.
- , Assortative mating, variability and inheritance of size in the conjugation of *Paramaecium*. J. exp. Zool. 11, 1911, S. 3—134.
- Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung. Jena, G. Fischer, 1907, 251 S.
- Jhering, H. v., Phylogenie der Honigbienen. Zool. Anz. 38, 1911, S. 129—136.
- †Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwiebender Selektionsfragen. Jena, G. Fischer, 1903, 68 S.
- Johnson, R. H., The Malthusian principle and natural selection. Am. Nat. 46, 1912, S. 372—76.

- Jordan, D. S., The origin of species through isolation. *Science* 22, 1905, S. 545—562.
- Jordan, K., On mechanical selection and other problems, in: *Novit. zool.* 3, 1896, S. 426—525.
- , Reproductive divergence: a factor in evolution? in *Nat. Sc.* 11, 1897, S. 317 bis 320.
- † —, Der Gegensatz zwischen geograph. n. nichtgeograph. Variation. *Z. f. wiss. Zool.* 83, 1905, S. 151—210. Ref. *Rassbiol.* 3, 1906, S. 575—77.
- Kammerer, P., Beitr. z. Kenntnis d. Verwandtschaftsverh. v. *Salamandra atra* u. *maculosa*. *Entw.-Mech.* 17, 1904, S. 165—264.
- † —, Beweise f. d. Vererb. erworb. Eigenschaften durch plannäßige Zuechtung. 12. Flugschr. D. Ges f. Zuchtkunde. Berlin 1910.
- , Direkt induzierte Farbanpassungen n. deren Vererb. *Ind. Abstl.* 4, 1911, S. 279—388.
- , Exper. über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proctus anguineus Laur.* *Entw.-Mech.* 33, 1912, S. 350—461.
- † —, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Die Nachkommen der nicht brütpflegenden *Alytes obstetricans*. *Entw.-Mech.* 28, 1909, S. 448—545.
- † —, IV. Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamanda maculosa*) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt, ebd. 36, 1913, S. 4—193.
- , I, II. Die Nachkommen der spatgeborenen *Salamandra maculosa* und der früh geb. *Sal. atra*, ebd. 25, S. 1—51.
- , Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I, II. Induktion von weibl. Dimorphismus bei *Lacerta muralis*, von mannl. Dimorphismus bei *Lac. siamana*, ebd. 29, 1910, S. 456—98.
- Kane, W. F. de V., Observations on the development of melanism in *Campodea lineata*, in: *Irish Naturalist* 5, 1896, S. 74.
- Kassowitz, M., Allgemeine Biologie. 2. Vererbung und Entwicklung. Wien 1899.
- , Die Krisis des Darwinismus. *Wiss. Beilage* 15. Jährber. philos. Ges. Wien. Leipzig 1902, S. 7—18.
- \*Keeler, A. Ch., Evolution of the colours of North-American Landbirds, in: California Acad. Sc. San Francisco, 1893.
- Kellogg, V. L., Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. *J. of exper. Zool.* 1, 1904, S. 601—615.
- and Bell, R. G., Studies of variation in insects. *Proc. Washington Acad. Sc.* 6, 1904, S. 203—382.
- , Darwinism to day. New-York, II. Holt, 1907, 403 S.
- Kennel, v., Studien über sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen. I. Der sexuelle Dimorphismus bei Schmetterlingen und Ursachen desselben, in: *Sehr. naturforsch. Ges. Dorpat*, Nr. 9, 1896, 64 S. Ref. in *Biol. Cbl.* 16, 1896, S. 745 f.
- , Über eine stummelschwanzige Hauskatze und ihre Nachkommenschaft. Ein Beitrag zur Lehre von der Variation der Tiere. *Z. J. (Syst.)* 15, 1901, S. 219 bis 242.
- Kersten, H., Die idealist. Richtung in der modernen Entwicklungslehre mit besonderer Berücksichtigung der Theorien von O. Hamann und E. v. Hartmann. *Z. f. Naturwiss.* 73, 1901, S. 321—358.

- Kersten, H., Die psychophysische Teleologie Paulys und die Zufallslehre. *Z. f. Naturwiss.* 84, 1912/13, S. 161—196.
- Kirchner, O. v., Blumen und Insekten, ihre Anpassungen aneinander und ihre Gegenseitigkeit. Leipzig, Teubner, 1911.
- Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, G. Fischer, 1903, 162 S. 28 Textabbild.
- , Über Probleme der Entwicklung. *Biol. Cbl.* 24, 1904, S. 257—267, 289—305.
- , Über Variationen der Blüten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 42, 1905, S. 153—320, 27 Textfig., 1 Taf.
- , Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. *S. B. Heidelberg. Akad. Math.-nat. Kl.* 1909, Nr. 5.
- Knatz, L., Über Entstehung und Ursache der Flügelmängel bei den Weibchen vieler Lepidopteren, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 57, I, 1891, S. 49—74.
- Koken, Paläontologie und Deszendenzlehre. Vortrag. Vers. Deutsh. Naturforscher und Ärzte in Hamburg 1901. Separat. Jena 1902.
- Kölliker, A., Über die Darwinische Schöpfungstheorie, in: *Z. wiss. Zool.* 14, 1864, S. 174—186.
- , Morphologie und Entwicklung des Pennatulidenstammes, Schlußkapitel, in: Abb. Senckenberg. Ges. Frankfurt S, 1872, S. 403 ff.
- Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. Jena, G. Fischer, 1907, 286 S.
- † Korschinsky, S., Heterogenesis und Evolution. Vorl. Mitt. in *Nat. Woch-Schr.* 14, 1899, S. 273—278. Die russisch geschriebene ausführl. Arbeit in *Mém. Acad. St. Petersbourg (phys.-math. Kl.)* 9, 1900, war mir unverständlich. Ref. *Zool. Cbl.* 10, 1903, S. 13—15. — Deutsche Übersetzung in *Flora* 1901, Ergänzungsband 89.
- Kramer, P., Theorie und Erfahrung. Beiträge zur Beurteilung des Darwinismus. Halle 1877.
- Kranichfeld, H., Wie können sich Mutanten bei freier Kreuzung durchsetzen. *Biol. Cbl.* 30, 1910, S. 593—99.
- Krašan, Fr., Ansichten und Gespräche über die individuelle u. spezif. Gestaltung in der Natur. Leipzig, W. Engelmann, 1903, 280 S.
- Krause, E., Über die Nachteile der einseitigen Anpassung, in: *Kosmos* 19, 1886, S. 161—175.
- Krönig, Das Dasein Gottes und das Glück des Menschen, materialistisch-erfahrungsphilosophische Studien, insbesondere über die Gottesfrage und den Darwinismus. Berlin, Staude, 1874.
- Kropotkin, P., Mutual aid a factor of evolution. London, W. Heinemann, 1902, 348 S.
- † Lamarck, J., Zoologische Philosophie. Nebst einer biograph. Einleitung von Ch. Martins, übersetzt von A. Lang. Jena, H. Dabis, 1876, 511 S.
- Lameere, A., L'évolution des ornements sexuels. Bull. Acad. roy. Belgique (Cl. d. sc.) No. 12, S. 1327—1364, 1904.
- Lang, A., Vorversuche zu Untersuch. über die Varietätenbildung v. *Helix hortensis* u. *nemoralis*. Festsehr. z. 70. Geburtstag v. E. Haacke. Jena 1904, S. 439—506.
- , Über die Mendelschen Gesetze, Arten- u. Varietätenbildung, Mutation u. Variation, insbes. bei unsren Hain- u. Gartensechnecken. Verh. Schweizer naturforsch. Ges. Luzern 1905. Separat. Luzern, H. Keller, 1906, 48 S. 3 Taf.

- Lang, A., Über Vererbungswünsche. *Verh. D. Z. Ges.* 1909, S. 17—82.
- Lankester, E. Ray, Panmixia, in: *Nature* 42, 1890, S. 5 u. 52.
- , The utility of specific characters, *ebd.* 54, 1896, S. 365, 366
- Linton, E., An examination of Darwin's «Origin of Species» in the light of recent observations and experiments *Am. Nat.* 43, 1909, S. 163—172.
- Loeb, J., Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig, Barth, 1906, 324 S.
- Lönnberg, E., On hybrid Hares between *Lepus timidus* L. and *Lepus europaeus* Pall. from Southern Sweden. *P. Z. S. London* 1905, S. 278—287.
- † Lotsy, J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botan. Seite der Frage. Teil I. Jena, G. Fischer, 1906, 384 S. 2 Taf., 124 Textfig.
- Lutz, Fr. E., Experiments with *Drosophila ampelophila* concerning Evolution. *Carnegie Inst., Publ.* No. 143, Washington 1911.
- MacCurdy, H. and Castle, W. E., Selection and crossbreeding in relation to the inheritance of coatpigments and coatpatterns in rats and guineapigs. *Carnegie Inst., Publ.* No. 70, Washington 1907, 50 S.
- MacDougal, T., Mutation im Pflanzentrich *Nat. Woch.-Schr.* 3, 1905, S. 945—952.
- , Mutants and hybrids of the *Oenotheras*. *Carnegie Inst., Publ.* No. 24, Washington 1905.
- , Vail and Shull, Mutations, variations and relationships of the Oenotheras. *Carnegie Inst., Publ.* No. 81, Washington 1907.
- Maclesza, A. und Wrzosek, A., Exper Untersuch. über die Vhg. der durch Ischiadicusverletzung hervorgerufenen Brown-Séquardschen Meerschweinchen-Epilepsie. *Rassbiol.* 8, 1911, S. 1—24, 145—163
- Magnus-Levy, A., Organtherapie und innere Sekretion. Berlin, Simion Nachf., 1906, 40 S.
- \* Marshall, Arth. Milnes, Lectures on the Darwinian Theory. London 1894.  
Ref. in *Nature* 52, 1895, S. 219.
- Mayer, A. G. and Soule, C. S., Some reactions of caterpillars and moths. *J. exper. Zool.* 3, 1906, S. 415—434.
- Mehnert, E., Kainogenese, eine gesetzmäßige Abänderung der Embryonalentwicklung. *Morphol. Arb. von Schwalbe* 7, 1891, S. 1—156.
- , Biomechanik ersehlossen aus dem Prinzip der Organogenese. Jena 1898. 177 S.
- Meisenheimer, J., Exper. Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena, G. Fischer.  
I Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. 1909.  
II Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sek. Geschlechtsmerkmalen bei Froschen 1912.
- , Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sek. Geschlechtsmerkmale des Frosches. *Zool. Anz.* 38, 1911, S. 53—60.
- † Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker der exakt. Wiss. Nr. 121. Leipzig, W. Engelmann.
- Metcalf, M., An outline of the theory of organic evolution. New-York, Macmillan, 1904, 204 S. Viele Abbild. 3. Aufl. 1911.
- Plate, Darwinsches Selektionsprinzip. 4. Aufl.

- Metcalf, M., The influence of plasticity of organisms upon evolution. *Science* 23, 1906, S. 786—787.
- Minot, Ch. S., Vererbung und Verjüngung, in: *Biol. Cbl.* 15, 1895, S. 571—587.
- Mivart, George St., On the genesis of species. 2. Aufl. London 1871.
- Moebius, K., Können die Tiere Schönheit wahrnehmen und empfinden. *S. B. Akad. Wiss. Berlin*, 1906, S. 302—310.
- Moll, J. W., Die Mutationstheorie. *Biol. Cbl.* 22, 1902, S. 582—596.
- Montgomery, Th., The analysis of racial descent in animals. New-York, Holt & Co., 1906, 311 S.
- , Th. H., The significance of the courtship and secondary sexual characters of Araneads. *Am. Nat.* 44, 1910, S. 151—177.
- , The morphological superiority of the female sex. *Proc. Am. Philosoph. Soc.* 43, 1904, S. 365—380.
- Morgan, Lloyd C., Animal life and intelligence. London 1890/91.
- , Th. H., Regeneration. Deutsch u. vervollständigt von M. Moszkowski. 2. Aufl. 77 Textfig. Leipzig, W. Engelmann, 1907, 437 S.
- , Evolution and adaption. New-York, Macmillan, 1903, 470 S.
- Morris, Ch., Intelligent selection, in: *Am. Nat.* 22, 1888, S. 145—150.
- Müller, R., Biologic u. Tierzucht. Stuttgart, Enke, 1905.
- Mutation theory of organic evolution, Six addresses given before the Amer. Soc. of Naturalists at Philadelphia. *Science* 21, 1905, S. 521—543.
- † Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München: Leipzig 1884. 822 S.
- , Entstchung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865.
- Neeracher, F., Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. Recv. Suisse de Zool., 18, 1890, S. 497—589.
- Neumayr, M., Die Stämme des Tierreichs. I. Wirbellose Tiere. Wien und Prag 1889.
- und Paul, die Congerien- und Paludinenschichten Westslavoniens. *Abh. geolog. Reichsanstalt Wien* 7, 1875.
- Norman Douglass, G., On the Darwinian hypothesis of sexual selection, in: *Nat. Sc.* 7, 1895, S. 326—332, 398—406.
- Nothnagel, H., Die Anpassung der Organismen bei pathologischen Veränderungen, in: *Wiener mediz. Blätter* 17, 1894, S. 159—163.
- Nusbaum, J., Zur Beurteilung und Geschichte des Neolamarckismus. *Biol. Cbl.* 30, 1910, S. 599—611.
- Nußbaum, M., Mutationerscheinungen bei Tieren. Bonn, Cohen 1906, 24 S.
- , Hoden und Brunstorgane des braunen Laubfrosches (*Rana fusca*). *Arch. ges. Physiol.* 126, 1909.
- Nutting, C. C., Some of the causes and results of polygamy among the Pinnipedia, in: *Am. Nat.* 25, 1891, S. 103—112. (Zusatz dazu von Th. Gill, S. 495, 496.)
- Ortmann, A. E., On natural selection and separation, in: *Proc. Am. phil. Soc.* 35, 1896, S. 175—192.
- Osborn, H. F., The palaeont. evidence for the transmission of acquired characters, in: *Am. Nat.* 23, 1889, S. 561—566.
- , Are acquired variations inherited? *ebd.* 25, 1891, S. 191—216.

- Osborn, H. F., The difficulties in the heredity theory, ebd. 26, 1892, S. 537—567.  
—, Alte und neue Probleme der Phylogenie, in: *Ergeb. Anat. Entw.* 3, 1893, S. 584—619.  
—, Certain principles of progressively adaptive variation observed in fossil series, in: *Nature* 30 August 1894.  
—, The hereditary mechanism and the search for the unknown factors of evolution, in: *Biol. Lectures Woods Holl. Boston.* — Abdruck in: *Am. Nat.* 29, 1895, S. 418—439.  
—, The limits of organic selection, in: *Am. Nat.* 31, 1897, S. 944—951.  
\*—, From the Greeks to Darwin, an outline of the development of the evolution idea. London, New-York, Macmillan, 1895.  
—, The causes of extinction of Mammalia. *Am. Nat.* 40, 1906, S. 769—795, 829—859  
—, Darwins Theory of Evolution by the Selection of minor Saltations. *Am. Nat.* 46, 1912, S. 76—82.  
—, The continuous origin of certain unit characters as observed by a Palaeontologist. ebd. S. 185—206, 249—278.  
Ostwald, W., Vorlesungen über Naturphilosophie Leipzig, Veit & Comp., 1902, 457 S.  
+ Oudemans, J. Th., Falter aus kastrierten Raupen, wie sie ausschen und wie sie sich henehmen, in: *Z. J.* 12, *Syst.*, 1899, S. 72—88.  
Packard, Alphe. S., On certain factors of evolution, in: *Am. Nat.* 22, 1888, S. 808—821.  
Palmer, T. S., The danger of introducing noxious animals and birds. *Yearbook U. S. Dept. of Agric.* for 1898, S. 86—110.  
\*Pascoc, P. Fr., The Darwinian theory of the origin of species. London, Guerney and Jackson, 1890. Ref. in: *Nature* 43, 1891, S. 409—412.  
Pauly, A., Wahres und Falsches an Darwins Lehre. München, Reinhardt, 1902, 18 S.  
+—, Darwinismus und Lamarckismus. München, Reinhardt, 1905, 335 S.  
Pearl, R., Studies on Hybrid Poultry. Rep. Maine Agric. Exp. Station 1910, S. 84 bis 116.  
\* Pearson, K., The chances of death, and other studies in evolution. 2 vols. S. 0. SS. XII, 380 and IV, 460. London, Edward Arnold, 1897. 25 s.  
Referat von W. F. R. Weldon in: *Nat. Sc.* II, 1897, S. 50—54, gegen welches Pearson ebd. S. 115 ff. einige Bemerkungen macht.  
—, The utility of specific characters, in: *Nature* 54, 1896, S. 460, 461.  
—, Reproductive selection, in: *Nat. Sc.* 8, 1896, S. 321—325.  
—, Grammar of science. 2. ed. London, Black, 1900.  
—, Über den Zweck und die Bedeutung einer nationalen Rassenhygiene (National-Eugenik) für den Staat. *Rassbiol.* 5, 1908, S. 67—96.  
Peckham, George W. and Elizabeth G., Additional observations on sexual selection in Spiders of the family Attidae, with some remarks on Mr. Wallace's theory of sexual ornamentation. Milwaukee 1890; und in: *Oceas. Papers Nat. Hist. Soc. Wisconsin* 1, No. 3, 1890, S. 117—151.  
\*—, Observations on sexual Selection in spiders of the family Attidae, ebd. 1. wahrscheinlich Nr. 1, 1889, jedenfalls um S. 43 herum (nach Zitat).

- † Peckham, George W. and E. G., Revision of the Attidae of N. America. *Transact. Wisconsin Acad.* 16, 1909, S. 355—596.
- Pérez, J., De l'organe copulateur mâle des Hyménoptères et de sa valeur taxonomique. *Ann. Soc. entomol. France* 36, 1894.
- , Des effets du parasitisme des *Stylops* sur les apiaires du genre *Arena*. *Act. Soc. Linn. Bordeaux* 40, 1886.
- Peter, K., Über die biol. Bedeutung embryonaler u. rudimentärer Organe. *Entw.-Mech.* 30, I. 1910, S. 418—442.
- Petersen, W., Entstehung der Arten durch physiolog. Isolierung. *Biol. Cbl.* 23, 1903, S. 468—477.
- , Die Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge und ihre Bedeutung für die Artbildung. *Mém. Acad. imp. St. Pétersbourg* (Cl. phys.-math.) 16, 1904, 84 S.
- , Ein Beitrag zur Frage der gesehl. Zuechtwahl (Lepidopt.) *Biol. Cbl.* 27, 1907, S. 427—440.
- , Über die Bedeutung der Generationsorgane f. d. Entstehung d. Arten. *C. R. VI. Congrès Internat. Zool. Berne* 1904, S. 213—224.
- , Über beginnende Artdivergenz (*Hadena adusta*). *Rassbiol.* 2, 1905, S. 641—662. 10 Textfig.
- Petzold, J., Die vitalistische Reaktion auf die Unzulänglichkeit der mechanischen Naturansicht. *Z. f. allg. Physiol.* 10, 1909, S. 69—119.
- Pfeffer, G., Die Umwandlung der Arten, ein Vorgang funktioneller Selbstgestaltung, in: *Verh. naturw. Ver. Hamburg* (3) 1, 1894.
- , Über die Umwandlung der Arten auf Grund des Überlebens eines verschieden gearteten Durchschnitts je nach dem Wechsel der Lebensbedingungen, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.* 3, 1894, S. 57—69.
- Pflüger, E., Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur, in: *Arch. ges. Physiol.* 15, 1877, S. 57—103.
- Pictet, A., L'influence des changements de nourriture de chenilles sur le développement de leur papillons. *Arch. des sc. phys. et nat. (IV)* 14, 1902, Genève, S. 537—540.
- , Variations des papillons provenant des changements d'alimentation de leur chenilles, ebd. 15, 1903, S. 98—101. — 16, 1903, S. 585—588.
- , Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. *Mém. Soc. phys. et hist. nat. Genève* 35, 1905.
- Piepers, M. C., Die Farbenevolution (Phylogenie der Farben) bei den Pieriden. *Tijdschr. nederl. dierkundige Vereeniging* (2) 5, 1898, S. 70—289.
- , Thesen über Mimikry. *Verh. internat. Zool.-Kongreß Berlin* 1901. Jena 1902, S. 340—355.
- , Mimikry, Selektion, Darwinismus. Erklärung seiner Thesen über Mimikry. Leiden, Brill, 1903, 452 S.
- , Noch einmal Mimikry, Selektion, Darwinismus. Leiden, Brill, 1907, 481 S.
- Plate, L., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. *Z. J., Suppl. IV, V.* Fauna chilensis 1897—1901.
- , Besprechung von Jaekels Schrift, über verschiedene Wege phylogenet. Entwicklung. *Nat. Wochschr.* 18, (N. F. 2), 1902, S. 101—103.

- Plate, L., Ein moderner Gegner der Deszendenztheorie. Biol. Cbl. 21, 1901, Nr. 5, 6.  
(Gegen Fleischmann.)
- , Prof. A. Fleischmann über die Darwinische Theorie, ebd. 23, 1903, S. 601—613.
- , Deszendenztheoretische Streitfragen, ebd. S. 665—678, 704—720, 741—757. (Gegen Jackel.)
- , Gibt es ein Gesetz der progressiven Reduktion der Variabilität? Rassbiol. 1, 1904, S. 641—655. (Gegen Rosa.)
- , Die Mutationstheorie im Lichte zoolog. Tatsachen. C. R. VI. Congrès internat. Zool. Berne 1904. Genève 1905, S. 204—212.
- , Darwinismus kontra Mutationstheorie. Rassbiol. 3, 1906, S. 183—200. (Gegen Morgan.)
- , Hatscheks neue Vererbungshypothese. Biol. Cbl. Festschrift f. Rosenthal, 1906, S. 91—100.
- , Die Artbildung bei den *Cerion*-Landschnecken der Bahamas. Verh. D. Zool. Ges. 1906, S. 127—136. 1. Taf.
- , Weitere Bemerkungen zur Hatschekschen Generationstheorie und zum Problem der Vererbung erworbenen Eigenschaften. Biol. Cbl. 27, 1907, S. 638—651.
- † —, Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geograph. Formenketten bei den *Cerion*-Landschnecken der Bahama-Inseln. I. Die Schale. Mit 5 Taf., 1 Karte. Rassbiol. 4, 1907, S. 433—470, 581—614.
- , Ultramontane Weltanschauung und moderne Lebenskunde, Orthodoxy und Monismus. Die gegen Wasmann, S. J., in Berlin gehaltenen Reden. Herausgeg. von L. Plate. Jena, G. Fischer, 1907, 146 S.
- , Darwinismus und Landwirtschaft. Festrede. Berlin, Parey, 1909.
- , Der gegenwärtige Stand der Abstammung, zugleich ein Wort gegen J. Reinke. Leipzig, B. G. Teubner 1909.
- , Leitfaden der Deszendenztheorie. Jena, G. Fischer, 1913, 55 S., 69 Abbild.
- † —, Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Leipzig, W. Engelmann, 1913, 519 S., 179 Textfig., 2 Tafeln. [zitiert als »Vbgsle.«]
- Platt, Ball W., Natural selection and Lamarckism, in: Nat. Sc. 2, 1893, S. 337 bis 349
- , Neuter Insects and Lamarckism, ebd. 4, 1894, S. 91—97.
- Plötz, A., Die Tuchtigkeit unserer Rasse und der Schutz der Schwachen. Berlin, S. Fischer, 1895, 240 S.
- , Lebensdauer der Eltern u. Kindersterilität. Rassbiol. 6, 1909, S. 33—43.
- † Poll, H., Zur Lehre von den sek. Sexualcharakteren. S. B. Ges. nat. Freunde Berlin 1909, S. 331—358.
- Potonić, H., Das Wesen der Organismenmerkmale. Nat. Wochschr. 11, 1912, S. 193—200
- Poulton, E. B., The colours of animals. London 1890.
- \* —, Theories of evolution, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist. 26, 1894.
- \* —, Charles Darwin and the theory of nat. selection. London 1896. Ref. in: Nature 55, 1897, S. 289.
- , Nat. selection the cause of mimetic resemblances and common warning colours, in: J. Linn. Soc. London (Zool.) 26, 1898, S. 553—612.
- , Mimicry and nat. selection in: Verh. V. Internat. Zool.-Kongress Berlin, Jena 1902, S. 171—179.

- † Poulton, E. B., Essays on Evolution 1889—1907. Oxford 1908, 479 S.
- and Saunders, C. B., Experim. inquiry into the struggle for existence in certain common insects. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. at Bristol 1898. London 1899, S. 906—909.
- Prochnow, O., Der Erklärungswert des Darwinismus und Neo-Lamarekismus als Theorien der indirekten Zweckmässigkeitserzeugung. Berl. entomol. Z., Beiheft 1907, 76 S. — Unter demselben Titel eine zweite Arbeit mit dem Zusatz Bericht und Gegenkritik. Berlin, W. Junk, 1909, 59 S.
- , Die Theorien der aktiven Anpassung mit besonderer Berücksichtigung der Deszendenztheorie Schopenhauers. Ann. d. Naturphilosophie 1910, I. Beiheft, 72 S.
- Przibam, H., Differenzierung des Abdomens enthauster Einsiedlerkrebsen (*Paguridae*). Entw.-Mech. 23, 1907, S. 579—595.
- , Versüche an Hitzeratten. Verh. Ges. D. Nat. u. Ärzte, Vers. Salzburg 1909.
- Rabl, C., Über die züchtende Wirkung funktioneller Reize. Rektoratsrede · Leipzig, W. Engelmann, 1904, 44 S.
- Regen, J., Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris*. Zool. Anz. 35, 1910, S. 427—432.
- Reichenau, W. v., Über den Ursprung der sekund. männlichen Geschlechtscharaktere, insbesondere bei den Blatthornkäfern, in: Kosmos 10, 1881/82, S. 172—194. Mit 1 Taf.
- Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Cbl. 22, 1902, Nr. 14, 15.
- Reid, Archdale G., A theory of retrogression, in: Nat. Sc. 13, 1898, S. 396 bis 405.
- Reinke, J., Die Welt als Tat. Umrisse einer Weltansicht auf naturwiss. Grundlage. Berlin, Gebrüder Paetel, 1899.
- , Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin, Gebrüder Paetel, 1901; 2. Aufl. 1911.
- , Über Deformation von Pflanzen durch äußere Einflüsse. Botan. Ztg. 1904, Heft 5/6. 1 Taf.
- Reuter, E., Über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum*. Festschr. f. Palmén. 1907.
- Rhoads, N. S., Probable causes of polygamy among birds, in: Am. Nat. 24, 1890, S. 1024—1036.
- Ribbert, H., »Zweckmäßigkeit« in der Pathologie. Bonn, Cohen, 1906, 67 S.
- Rignano, E., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Hypothese einer Zentroepigenese. Neue Bearbeitung u. Erweiterung der franz. Ausgabe. Leipzig, W. Engelmann, 1907, 399 S.
- , Das biologische Gedächtnis in der Ernegetik. Ann. Naturphil. 8, S. 333—361.
- Rörig, A., Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Entw.-Mech. 8, 1899, S. 332—447.
- , Geweihentwicklung und Geweihbildung. Entw.-Mech. 11: Autoref. über beide Arb.: Naturw. Wochenschr. N. F. 1, 1901, S. 49—52.
- , Gestaltende Korrelation zwischen abnormer Körperkonstitution der Cerviden und Geweihbildung derselben, ebd. 23.
- Röse, C., Beiträge zur europ. Rassenkunde und die Beziehungen zwischen Rasse und Zahnverderbnis. Rassbiol. 2, 1905, S. 689—798; 3, 1906, S. 42—134.

- Rolph, W. H., Biolog. Probleme zugleich als Versuch zur Entwicklung einer rationellen Ethik. Leipzig, W. Engelmann, 1884. 2. Aufl. 238 S.
- Romanes, G., Natural selection and dysteleology, in: *Nature* 9, 1874, S. 361 bis 362.
- , Rudimentary organs, in: *Nature* 9, 1874, S. 440—441.
- , Disuse as a reducing cause in species, ebd. 10, 1874, S. 164.
- , Physiological selection, in: *J. Linn. Soc. London (Zool.)* 19, 1886, S. 337 bis 411. (Ein Auszug hiervom ist: Physiol. Selection, an additional suggestion on the origin of species, in: *Nature* 34, S. 324, 336, 362.)
- , Physiol. Selection, in: *Nineteenth Cent.* 21, 1887, S. 59—80.
- , Panmixia, in: *Nature* 41, 1890, S. 437—439 und 42, 1890, S. 79—80.
- †—, Darwin und nach Darwin. V. 1. Die Darwinische Theorie, deutsch von B. Vetter. Leipzig, W. Engelmann, 1892. — V. 2. Darwinistische Streitfragen (Vererbung, Nutzlichkeit), deutsch von B. Noldeke, 1895. — V. 3. Darwinistische Streitfragen (Isolation, physiol. Auslese), deutsch von demselben, 1897.
- , Mr. H. Spender on natural selection, in: *Contemp. Rev.* 63, 1893, S. 499—517.
- , A Note on Panmixia, ebd. 64, S. 611—612.
- , Panmixia, in: *Nature* 49, 1893/94, S. 599, 600.
- Rosa, D., La riduzione progressiva della variabilità i suoi rapporti coll' estinzione e coll'origine delle specie. Torino 1899, 139 S. Deutsche Übersetzung von H. Bosshard. Jena 1903, 106 S.
- Roux, W., Über die Leistungsfähigkeit der Prinzipien der Deszendenzlehre zur Erklärung der Zweckmäßigkeit des tierischen Organismus. Breslau 1880. Ges. Abhandl. 1, Nr. 3, S. 102—133.
- †—, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. Ges. Abhandl. 1, Nr. 4, S. 135—422.
- , Der zuehrende Kampf der Teile im Organismus. Autoreferat über die vorige Abhandlung, in: *Biol. Cht.* 1881, S. 241—251. Ges. Abhandl. Nr. 5, S. 423—437.
- , Über die Selbstregulation der Lebewesen. *Entw.-Mech.* 13, 1902, S. 610—650.
- , Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biolog. Wissenschaft. Heft 1 der »Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik«. Leipzig, W. Engelmann, 1905. 283 S.
- , Anpassungslehre, Histomechanik und Histochemie. *Virchows Arch.* 209, 1912, S. 168—209.
- Rümker, K., Anleitung zur Getreidezuchtung auf wissenschaftl. u. prakt. Grundlage. Berlin, Parey, 1889.
- Ruthven, A. G., A contribution to the theory of orthogenesis. *Am. Nat.* 43, 1909, S. 401—409.
- Ryder, J. A., A geometrical representation of the relative intensity of the conflict between organisms, in: *Am. Nat.* 26, 1892, S. 923—929.
- Samter, M. u. Heymons, R., Die Variationen bei *Artemia salina* und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. *Anhang z. d. Abhldg. Akad. Wiss. Berlin* 1902, S. 1—62.
- Sarasin, P. u. F., Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899.
- Schauinsland, H., Ein Besuch auf Molokai, der Insel der Aussätzigen. *Abh. Nat. Ver. Bremen* 16, 1900 (sep. Bremen, Nossler), 33 S.

- Schilde, J., Frühlingsbeobachtungen über die naturimmanente Erzeugung der Flügelpracht und Anpassung von Schmetterlingen, in: *Entomol. Nachr.* 10, 1884, S. 141—147.
- , Selektionskritische Seitenblicke ins Insektenleben auf nordischen Mooren, ebd. S. 3—9.
- Schimkewitsch, M., Die Mutationslehre u. die Zukunft der Menschheit. *Biol. Cbl.* 26, 1906, S. 37—46, 65—76, 97—115.
- Schneider, K. C., Über den heutigen Stand der Deszendenztheorie. Wiener klinische Rundschau 1904, Nr. 5—7. Separat 22 S.
- †—, Einführung in die Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena, G. Fischer, 1911, 386 S. 3 Taf., 182 Fig.
- , Vitalismus, elementare Lebensfunktionen. Leipzig, Deuticke, 1903, 314 S. 40 Fig.
- Schröder, Chr., Die Variabilität der *Adalia bipunctata*, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenzlehre. *Allg. Zeitschr. f. Entomol.* 6, 1901; 7, 1902.
- , Die Zeichnungsvariabilität von *Abraeas grossulariata*, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenzlehre, ebd. 8, 1903. Ref. *Rassbiol.* 1, 1904. S. 138—142.
- , Kritische Beiträge zur Mutations-, Selektions- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren, ebd. 9, 1904.
- Schultz, E., Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Leipzig, Engelmann, 1908, 48 S.
- Schwalbe, Eröffnungsrede auf der Straßburger Anat. Vers., in: *Anat. Anz.* 14, 1898. Suppl. S. 2—15.
- Schwendener, Über den gegenwärtigen Stand der Deszendenzlehre in der Botanik, *Nat. Wochschr.* 2, 1902, S. 124 ff.
- Scott, W. B., On variations and mutations. *Am. J. of Sc.* 48, 1894, S. 355—374.
- † Seidlitz, G., Die Darwinsche Theorie. Dorpat 1871. 2. Aufl. Leipzig 1875.
- , Beiträge zur Deszendenztheorie. Enthält: 1. Die chromatische Funktion als natürliches Schutzmittel. 2. Baer u. die Darwinsche Theorie. Leipzig 1876.
- Seitz, Ad., Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. III. Teil: Fortpflanzung, in: *Z. J. 7. (Syst.)* 1893, S. 823—851.
- Selous, E., Observations tending to throw light on the question of sexual selection in birds etc. *The Zoologist (4)* 10, 1906, S. 201—219, 285—294.
- † Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organ. Geschehens. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 3. Aufl., 1911.
- , Über die Erblieblichkeit der Tagesperiode. *Biol. Cbl.* 25, 1905, Nr. 8.
- , Kritik und Antikritik der Mneme. *Rassbiol.* 4, 1907, S. 201—211.
- , Beweise f. d. Vererbung erworbener Eigenschaften, ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie, ebd. 4, 1907, S. 1—46.
- , Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? *Biol. Cbl.* 28, 1908, S. 225—243.]
- †—, Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Leipzig, W. Engelmann, 1912, 203 S.
- Semper, M., Über Konvergenzerscheinungen bei fossilen Brachiopoden, in: *Neues Jahrb. Min.* 1, 1899, S. 231—254, Tab. 15—17.
- † Seward, A. C., Darwin and modern science, Cambridge 1909, 595 S. (Festchrift zur Darwin-Feier der Univ. Cambridge mit Beiträgen von Weismann, de Vries, Bateson, Strasburger, Haeckel, Schwalbe, Scott, Klebs, Loeb, Poulton u. a.).

- Shitkov, B. M., Über einige Fälle von Variabilität höherer Wirbeltiere. *Z. J. (Syst.)* 25, 1907, S. 268—319.
- Smith, G., On the effect of castration in the thumb of the frog. *Zool. Anz.* 41, 1913, S. 623—626.
- Solms-Laubach, Graf v., Die leitenden Gesetzmäßigkeiten einer allgemeinen Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig, A. Felix, 1905, 243 S.
- Spencer, H., Die Faktoren der organischen Entwicklung, in: *Kosmos* 1, 1886, S. 241—272, 321—347.
- , The inadequacy of «natural selection», in: *Contemp. Rev.* Febr., March 1893, S. 153—166, 439—456. Deutsch: Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl, in: *Biol. Cbl.* 13, 1893, S. 696, 705, 737 und *Nachschrift* 14, 1894, S. 230, 259.
- , Prof. Weismann's theories, in: *Contemp. Rev.* May 1893.
- , A rejoinder to Prof. Weismann, ebd. 64, Dec. 1893, S. 893—912.
- , Weismannism once more, ebd. 66, Oct 1894, S. 592—608
- †—, *Principles of Biology I.* Revised and enlarged edition. London 1898. Der Appendix B S. 602—691 enthält einen Abdruck der vier vorstehenden Aufsätze unter dem Titel: The inadequacy of nat. Selection.
- Spengel, J. W., Zweckmäßigkeit und Apassung. Akad. Rede. Gießen 1898 und Jena, G. Fischer, 1898
- , Charles Robert Darwin, in: *Biol. Cbl.* 2, 1882, S. 417—435.
- Spitzer, H., Beiträge zur Deszendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft. Leipzig, Brockhaus, 1886.
- Spuler, A., Kritisches Referat über Weismann, Germinalselektion, in: *Biol. Cbl.* 18, 1898, S. 753—767.
- , Referat über Weismann, Neue Gedanken zur Vererbungsfrage, ebd. S. 203—208.
- Standfuß, M., Gesamtbild der bis Ende 1898 an *Lepidoptera* vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Insektenburse 16, 1899 4 Taf.
- , Die Resultate 30-jähriger Exper. mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verb. Schweizer naturforsch. Ges., Vers. in Luzern 1905.
- , Handbuch der palaearkt. Großschmetterlinge. 2. Aufl. Jena 1896.
- , Aus dem Liebesleben unserer Falterwelt. In: *Aus der Natur* 4, 1908, S. 385 bis 391.
- Stechic, O., Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Hamolymphe von Insektenlarven. *Verh. D. zool. Ges.* 1912, S. 272—281.
- Steinach, E., Untersuchungen zur vergl. Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen, in: *Arch. ges. Physiol.* 56, 1894, S. 304—338.
- †—, Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtsharakteren und weiblicher Psyche, ebd. 144, 1912, S. 71—108.
- Steinmann, G., Die geolog. Grundlagen der Ahstammungslehre. Leipzig, W. Engelmann, 1908.
- Steinmann, P., Die polypharyngealen Planarienformen und ihre Bedeutung für die Deszendenztheorie, Zoogeographie und Biologie. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 1, 1908, S. 679—689.
- , Zur Polypharyngie der Planarien. *Zool. Anz.* 35, 1909, S. 161—165.

- Stolzmann, Jean**, Quelques remarques sur le dimorphisme sexuel, in: **P. Z. Soc.** London 1885, S. 421—432.
- Stomps, T. J.**, Mutation bei *Oenothera biennis* L. **Biol. Cbl.** 32, 1912, S. 521—535.
- Strohl, J.**, Die Kopulationsanhänge der solitären Apiden und die Artentstehung durch »physiologische Isolierung«. **Z. J. (Syst.)** 26, 1908, S. 333—384.
- **Sumner, F. B.**, Some effects of temperature upon growing mice. **Am. Nat.** 45, 1911, S. 90—98.
- \* **Syme, D.**, On the modification of organisms. London, Kegan Paul, Trench and Co., 1890. Ref. in: **Nature** 43, 1891, S. 529, 530.
- Tandler, J. u. Grosz, S.**, Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus.  
I. Beschreibung eines Eunuchenskeletts. **Entw.-Mech.** 27, 1909, S. 35—61.  
II. Die Skopzen, ebd. 30, Teil 2. S. 236—253.  
III. »Die Eunuchoides«, ebd. 29, 1910, S. 290—319.  
IV. Die Körperform der weibl. Frühkastraten des Rindes, ebd. 31, 1911, S. 289—306.
- , Untersuchungen an Skopzen. **Wiener Klin. Wochschr.** 21, 1908, Nr. 9, S. 277—282.
- Tandler, J.**, Über den Einfluß der innersekretorischen Anteile der Geschlechtsdrüsen auf die äußere Ercheinung des Menschen, ebd. 23, 1910, S. 459—467.
- Tayler, J. L.**, The study of variations, in: **Nat. Sc.** 12, 1898, S. 231—238.  
—, The scope of nat. selection, in: **Nat. Sc.** 15, 1899, S. 114—129, 183—197.
- **Thienemann, A.**, Die Metamorphose der Chironomiden. Verh. Nathist. Ver. Rheinlande u. Westfalen 65, 1908.
- Thomson, J. A.**, The endeavour after well-being, in: **Nat. Sc.** 8, 1896, S. 21—26.
- Tietze, S.**, Das Rätsel der Evolution. München, E. Reinhardt, 1911, 335 S.  
—, Die Lösung des Evolutionsproblems. München, Reinhardt, 1913, 225 S.
- **Todd, J. E.**, Directive coloration in animals, in: **Am. Nat.** 22, 1888, S. 201 bis 207.
- Tornier, G.**, Über Hyperdaktylie, Regeneration u. Vererbung. **Entw.-Mech.** 3, S. 469—476; 4, 1896, S. 180—210.  
—, a) Der Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration, ebd. 22, 1906, S. 348—369..  
—, b) Der Kampf der Gewebe im Regenerat bei Mißverhalten des Unterhautbindegewebes, ebd. S. 461—472.
- **Tower, W. L.**, An investigation of evolution in chrysomid beetles of the Genus *Leptinotarsa*. **Carnegie Inst. Publ.** 48, 1906, 320 S.
- Unbehauen, J.**, Versueh einer philosophisehen Selektionstheorie. Jena 1896.
- Vernon, H. M.**, Reproductive divergencie, an additional factor in Evolution, in: **Nat. Sc.** 11, 1897, S. 181—189.  
—, Reproductive divergencie: A rejoinder, ebd. S. 404—407.  
—, Variation in animals and plants. London 1903. Internat. seient. Ser. Nr. 88, 415 S.
- **Virchow, R.**, Über den Transformismus. Vörtr., gehalten auf d. Naturf.-Vers. Wiesbaden. Abdruck in: **Biol. Cbl.** 7, 1887, S. 545—561.  
—, Deszendenz und Pathologie, in: **Arch. Pathol.** 103, 1886. Abdruck in: **Biol. Cbl.** 6, 1886, S. 97—108, 129—137, 161—178.  
—, Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiolog. und patholog. Gewebelehre dargestellt. 4. Aufl. 1871.

- Vogt, J. G., Die Germinalpermutation. *Pol.-anthrop. Rev.* 6, 1907, S. 417—437.
- Voigt, W., Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hunsrückgebirge und von *Polycladis cornuta* im Taunus. *Verh. d. Nat. Ver. Rheinlande u. Westfalen* 58, 1901.
- , Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hunsrück und im Hohen Venn, *ebd.* 62, 1905.
- de Vries, H., Intracellulare Pangenesis. Jena, G. Fischer 1889, 212 S.
- † —, Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreiche. I. Die Entstehung der Arten durch Mutation. Leipzig, Veit & Co., 1901. 648 S., zahlreiche Abbild., 8 farb. Taf.
- † —, Bd II. Elementare Bastardlebre. Leipzig 1903. 752 S., zahlr. Abbild., 4 Taf.
- , Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Hamburg 1901.
- , Ein Vergleich zwischen naturl. u. kunstl. Zuchtwahl. *Umschau* 8, 1904, S. 801—803.
- , Über die Dauer der Mutationsperiode bei *Oenothera lamarckiana*. *Ber. D. bot. Ges.* 23, 1905, S. 382—387.
- , Die Svalofer Methode zur Veredelung landwirt. Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selektionstheorie. *Rassbiol.* 3, 1906, S. 325—358.
- † —, Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. An der Univ. v. Kalifornien gehalt. Vorles. Deutsch von H. Klehahn. Berlin, Bornträger 1906, 530 S., 53 Fig.
- , On Twin Hybrids. *Bot. Gazette* 44, 1907, S. 401—407.
- , On Triple Hybrids, *ebd.* 47, 1909, S. 1—8.
- , Über die Zwillingbastarde von *Oenothera nanella*. *Ber. D. bot. Ges.* 26 a, 1908, S. 667—676.
- , Bastarde von *Oenothera gigas*, *ebd.* S. 754—762.
- , Über doppelt reziproke Bastarde von *Oen. biennis* und *Oen. missouriensis*. *Biol. Cbl.* 31, 1911, S. 97—104.
- † —, Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Berlin, Bornträger, 1912, 42 S.
- Waagen, W., Die Formenreihe des Ammonites subradiatus, in: Beneckes Geognost-palaont. Beiträge 2, 1869, S. 179—256.
- Wagner, M., Die Darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig 1868.
- † —, Die Entstehung der Arten durch raumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. Basel, B. Schwaige, 1889, 667 S.
- Wagner, A., Der neue Kurs in der Biologie. Allg. Erörterungen zur prinzipiellen Rechtfertigung der Lamarckschen Entwicklungstheorie. Stuttgart 1907. 96 S.
- † Wallace, A. R., On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *J. Linn. Soc. (Zool.)* 3, 1858, S. 53—62. S. auch bei Darwin. Ubersetzung bei Lotsy 1908, S. 623.
- † —, Contributions to the theory of natural selection. London, Macmillan, 1870.
- , Island Life 1880 London, Macmillan.
- † —, Darwinism. London 1889.
- , Are individually acquired characters inherited? in: *Fortnightly Rev.* S3, 1893, S. 490—498.
- , Rev. George Henslow on natural selection, in: *Nat. Sc.* 5, 1894, S. 177—183.

- Wallace, A. R., The problem of utility: are specific characters always or generally useful? in: **J. Linn. Soc. London (Zool.)** 25, 1896, S. 481—496.
- , The utility of specific characters, in: **Nature** 59, 1898/99, S. 246.
- Warming, E., Lehrbuch d. ökolog. Pflanzengeographie. Deutsch v. E. Knoblauch. Berlin, Bornträger, 1896, 412 S.
- Wasmann, E., Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? **Biol. Cbl.** 21, 1901, S. 689—711, 737—752.
- , Neue Bestätigungen der Lommehusa-Pseudogynentheorie. **Verh. D. Zool. Ges.** 1902, S. 98—108.
- , Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. Freiburg i. B. 1904, 323 S., 4 Taf. 3. Aufl. 1906, 530 S., 7 Taf.
- Weismann, A., Über die Berechtigung der Darwinischen Theorie. Leipzig 1868.
- †—, Über den Einfluß der Isolierung auf die Artbildung. Leipzig 1872.
- , Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena 1886.
- †—, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena, Fischer, 1892.
- , Aufsätze über Vererbung und verwandte biolog. Fragen. Jena, G. Fischer, 1892. (Aus der Zeit von 1882—1891.)
- , Die Allmacht der Naturzüchtung, eine Erwiderung an H. Spencer. Jena. Auch erschienen englisch: Allsufficiency of nat. selection, in: **Contemp. Rev.** 64, 1893, S. 309—338, 596—610.
- , Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.
- , Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.
- †—, Über Germinal-Selektion, in: **C. R. III. Congrès internat. Zool.** Leyden und Jena, Fischer, 1896.
- , Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration, in: **Anat. Anz.** 15, 1899, 31 S.
- †—, Vorträge über Deszendenztheorie. 2 Bände. Jena, G. Fischer, 1902. 2. Aufl. 1904. 3. Aufl. 1913.
- , R. Semons »Mneme« und die »Vererbung ererbener Eigenschaften«. **Rass-biol.** 3, 1906, S. 1—27.
- , Die Selektionstheorie. Jena, G. Fischer, 1909, 70 S.
- Welch, W. H., Adaption in the pathological process. **Science N. S.** 5, 1897, S. 813—832.
- † Weldon, F. R., An attempt to measure the death rate due to the selective destruction of *Carcinus maenas* with respect to a particular dimension, in: **Proc. Roy. Soc. London** 57, 1895, S. 360—379 (wird verbessert durch die Arbeit von 1898).
- , Address to the Zool. Section of the British Assoc. for Advane. Se. Bristol 1898. Abdruck in **Nature** 58, 1898, S. 499—506.
- , Erwiderung auf die Einwürfe von Cunningham, ebd. S. 595—596.
- , Prof. de Vries on the origin of species. **Biometrika** 1, 1901/2, S. 365—375.
- , A first study of natural selection in *Clausilia laminata*, ebd. S. 109—124.
- , Note on a race of *Clausilia italia*; ebd. 3, 1904, S. 299—307.
- Went, F. A., Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. **Biol. Cbl.** 27, 1907, S. 257—271.
- Werner, Fr., Noehmals Mimikry und Schutzfärbung. **Biol. Cbl.** 28, 1908, S. 567—576, 588—601.

- Wesenberg-Lund, C.**, Plankton-Investigations of the Danish Lakes. General part:  
The baltic freshwater plankton, its origin and its variations Kopenbagen  
1908, 39 S. u. Atlas.
- Wettstein, R. v.**, Der Neo-Lamarekismus und seine Beziehungen zum Darwinismus.  
Vortrag auf der 74. Vers. deutsch. Naturforscher u. Ärzte in Karlsbad Separat  
Jena 1903
- , Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse, betreffend die Neubildung von Formen  
im Pflanzenreiche. *Ber. D. bot. Ges.* 18, 1900.
- , Deszendenztheoret. Untersuchungen. I Über den Saisondimorphismus im Pflanzen-  
reiche. *Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien* 1900.
- , Über direkte Anpassung. *Almanac d. k. Akad. Wiss. Wien* 1902.
- , Die Stellung der modernen Botanik zum Darwinismus. *Wiss. Beilage 15. Jabresber.*  
philosoph. Ges. a. d. Univ. Wien. Leipzig 1902, S. 21—32.
- Wheeler, W. M.**, The effect of parasitic and other kinds of castration in insects.  
*J. exp. Z.* 7, 1910, S. 377—438.
- Wiener, O.**, Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farben-  
anpassung in der Natur, in: *Ann. Physik* 55, 1895; Abdruck auch in Eders  
Jahrb. Photogr. 1896.
- , Über Farbenphotographie u. verwandte naturwiss. Fragen. Leipzig, Barth, 1909.
- † **Wigand, A.**, Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers.  
Braunschweig 1, 1874; 2, 1876; 3, 1877.
- Wille, N.**, Über die Schubelserchen Anscheinungen, betr. die Veränderung der  
Pflanzen in nordl. Breiten. *Biol. Cbl.* 25, 1905, S. 561—574.
- Wolff, G.**, Der gegenwärtige Stand des Darwinismus. (Vortrag.) Leipzig, Wilhelm  
Engelmann, 1896.
- † —, Beiträge zur Kritik der Darwinschen Lebre. (Gesammelte Aufsätze aus dem  
*Biol. Cbl.*) Leipzig, Georgi, 1898.
- , Erwiderung auf Herrn Prof. Emerys »Bemerkungen über meine ‚Beiträge‘« In  
*Biol. Cbl.* 11, 1891, S. 321—330.
- , Mechanismus und Vitalismus. Leipzig, G. Thieme, 1902, 36 S. 2. Aufl. 1906,  
53 S.
- Wolff, J.**, Das Gesetz der Transformation der Knochen.
- Woltereck, R.**, Über nat. und kunstl. Varietatenbildung bei Daphnien. *Verh.*  
*D. zool. Ges.* 1908, S. 234—240.
- , Weitere exp. Untersuch. über Artveränderung, ebd. 1909, S. 110—172.
- , Beitrag z. Analyse der »Vererbung erworb. Eigenschaften«: Transmutation und  
Präinduktion bei *Daphnia*, ebd. 1911, S. 142—172.
- † **Ziegler, H. E.**, Über den derzeitigen Stand der Deszendenzlehre in der Zoologie.  
Jena, G. Fischer, 1902.
- , Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. *Zool. Jahrb. Suppl.* 7 (Festschr. f.  
A. Weismann), 1904, S. 700—726.
- , Die natürliche Zuchtwahl. *Rivista di Sc.* 1, 1907, S. 1—10.
- Zur Strassen, O.**, Zur Widerlegung des Vitalismus. *Entw.-Mech.* 26, 1908,  
S. 153—177.

## Autoren- und Sachregister.

Der Leser suche die Arten unter dem lateinischen Namen und vergleiche besonders die Worte mit Unterrubriken: Anpassung, Darwinismus, Isolierung, Kampf ums Dasein, Mutationstheorie, Selektion, Variation, Vererbung, Zweckmäßigkeit.

- |  |  |
|--|--|
| <p>Abbreviation 369.<br/><b>Abel</b> 16, 229, 581.<br/>Aberration 498.<br/><i>Abraxas</i> 56, 57 (Fig.), 325, 468 (Fig.).<br/><i>Acacia</i> 486.<br/>Aehatinellen 431, 525.<br/>Adaptionslamarekismus 592.<br/>adaptive Merkmale 84ff.<br/>Adultenziffer 246.<br/>ästhetisches Gefühl 300ff.<br/>Aggressivkampf 243.<br/>akkumulierte Wirkung 503.<br/>Albinismus 173.<br/>Allmacht der Naturzüchtung 609.<br/>Alter der Erdkruste 4.<br/>Alterssterilität 314.<br/><i>Alytes</i> 147, 469 (Fig.), 478, 480 (Fig.), 481 (Fig.).<br/><i>Amblyrhynchus</i> 529.<br/>Ameisen 162 (Fig.), 163, 352.<br/>Amicalselektion 51, 236.<br/>Amixie 523.<br/><b>Ammon</b> 268, 361, 378.<br/>Amphimutation 497.<br/><i>Anableps</i> 96, 276.<br/>Aneon-Schaf 103, 170, 537.<br/><i>Andrena</i> 321.<br/>Anfangsstadien 109 ff.<br/><i>Anodonta</i> 155.<br/>Anpassungen s. auch Zweckmäßigkeit<br/>  allgemeine 86.<br/>  sprungartig entstanden 89 ff.<br/>  aktive komplizierter als passive 219, 490.<br/>  direkte, indirekte 226, 561ff., 573.<br/>  entstehen nicht aus Habitusmutationen<br/>  424.</p> | <p>Anpassungen<br/>  erklärt durch äußere Einflüsse 95 ff.<br/>  erklärungsbedürftig 36.<br/>Formen der 11.<br/>funktionelle 340ff., 564.<br/>gehäufte 503.<br/>mono-, polytrop 554 ff., 563.<br/>= Oikogenese 554.<br/>= Oikologismus 34, 554.<br/>= Variation 555, 556.<br/>= Werturteil 38.<br/>Antilopen 278:<br/><i>Antirrhinum</i> 419.<br/><i>Anuraea</i> 202, 390 (Fig.).<br/><i>Apteryx</i> 369, 370—372 (Fig.).<br/><i>Arctia caja</i> 198, 462, 463 (Fig.).<br/><i>Arctomys</i> 524.<br/><i>Argonauta</i> 276 (Fig.).<br/>Argusfasan 28, 114.<br/><i>Argyroneta</i> 120, 121 (Fig.).<br/><b>Arrhenius</b> 238.<br/>Artbegriff, Unter-, elementare Arten 52, 65, 441.<br/><i>Artemia</i> 167.<br/>Artgenossen 258.<br/>Artunterschiede 48, 605.<br/><b>Asa Gray</b> 251.<br/>Aseidien 564.<br/><b>Askenasy</b> 84, 270, 271, 501.<br/><i>Astacus</i> 249.<br/>Asymmetrie 560.<br/>Atavismus 80, 81, 82 (Fig.), 173, 283, 373, 385, 448, 565.<br/><i>Ateuchus</i> 287.<br/>Attiden 296 (Fig.), 297 (Fig.).<br/>Augenentwicklung 97.</p> |
|--|--|

Aurivillius 284.  
Auslese s. Selektion.  
Ausnutzungsprinzip 551.  
Aussterben 263.  
Autogenese 500.  
Autonomie 579, 585.  
Autotomie 19.  
Axolotl 163 (Fig.), 368, 472.

Babák 564.  
*Babirussa* 176, 515, 516 (Fig.), 597.  
Baer, K. E. v. 2, 290.  
Baikalsee 304, 421, 548.  
Bailey 227, 489.  
Baldwin 142.  
Baron 523.  
Barrett-Hamilton 298.  
Bastarde bei *Oenothera* 406 ff.  
Bate 249.  
Bateson 32, 109, 151, 166, 498.  
Baur 413.  
Becker, E. 117, 551, 590.  
Bedingungen, innere 506.  
Bedürfnis 593.  
Bernhardt 349.  
Blüten 115 (Fig.), 118, 162, 215, 217 (Fig.),  
260, 278, 279, 365, 542, 553.  
Bildungsgesetze, innere 501.  
Biogenesis 603.  
Blottyp, 65, 69.  
*Birgus* 574.  
Birkhahn 315, 316 (Fig.)  
*Blaringham* 169, 393, 447.  
Blattschmetterling 25 (Fig.), 203 ff., 205  
(Fig.), 207 (Fig.).  
Blinddarm 364.  
Blumen und Insekten 221.  
Bodenfarbe 473 ff.  
*Bombinator* 490, 583 (Fig.).  
*Bombyx* 515.  
Borchertling 525.  
Bordage 481.  
*Boveri* 595.  
*Branchipus* 167.  
*Brunn* 305.  
*Brunus* 490.  
*Bresca* 309, 313 ff.

Bronn z.  
Brown-Séquard 448.  
Brunelli 287.  
Brunnthalier 147.  
Brunstkampf 259.  
Brutpflege 128.  
Bueckers 393.  
Bumpus 184, 269.  
Bunge, v. 576.  
Burbank 68.  
Buttel-Reepen, v. 162, 215.  
*Bythotrephes* 421.

*Callianorpha* 537.  
Caniden 362.  
*Capsella* 155.  
*Carcinus* 134, 187 (Fig.).  
Carrière 55.  
Castle 71 ff., 127, 310, 457.  
Catchpool 532.  
*Cerion* 114, 152 (Fig.), 153, 393, 520, 525.  
*Cesnola* 184, 191.  
*Chamaeleo* 97 (Fig.), 555.  
*Charadrius* 24, 26, 27 (Fig.).  
*Chauvin*, v. 472.  
Chironomiden 551.  
*Chiton* 15 (Fig.), 134, 137 (Fig.), 138 (Fig.),  
180, 427.  
Chromiden 421, 548.  
Chromosomen der Oenotheren 414 ff.  
*Chrysanthemum* 76 (Fig.), 77.  
*Claparède* 302.  
*Clausilia* 191.  
Clessin 155.  
*Cockerell* 606.  
*Cope* 212, 447, 514.  
*Coregonus* 529.  
*Correns* 394.  
*Corytes* 136.  
*Cossmann* 576.  
*Cox* 108, 393, 396.  
*Crampton* 135, 186, 187.  
*Crangon* 530.  
*Cuénot* 481.  
*Cunningham* 2, 95, 189, 190, 275, 305,  
324, 438, 482, 514, 568.  
*Cystophora* 280.

- Dahl** 530, 536, 541.  
**Darwin**  
  Verdienste 6.  
  Anschauungen über Variabilität 7.  
**Darwinismus**  
  Aufgabe 4.  
  Begriff 5.  
  Übersicht 6.  
  Gegner 2, 437, 549.  
    nicht exakt zu begründen 179.  
  bleibt eine Theorie 182.  
  als Zufallslehre 194 ff.  
  rechnet mit Unwahrscheinlichkeiten 198 ff.  
  Tragweite 549 ff.  
  Gegensatz zum Lamarckismus 561 ff., 604.  
  Gründe der Gegner 601 ff.  
*Daphnia* 120, 122 (Fig.), 140 (Fig.), 391  
  (Fig.).  
Dauerfähigkeit 554.  
**Davenport** 171, 185, 395, 457, 551.  
**Davis** 416.  
**Deegener** 282, 294.  
Degeneration 358.  
**Delage** 2, 80, 92, 151, 232, 340, 358 ff.,  
  438, 523.  
**Delboeuf** 522.  
**Demokrit** 195.  
**Demoll** 222, 260.  
Determinante 362, 375 ff., 385, 451 ff., 464,  
  s. auch Faktoren.  
**Detto** 438, 441, 459, 554 ff., 563 ff.  
Devarianten 499.  
*Diadema* 293.  
dimorphe Blüten 535.  
*Dinarda* 88, 89 (Fig.).  
Divergenz  
  morphologische 532 ff.  
  physiologische 532 ff.  
  reproduktive 536.  
**Döderlein** 514, 516..  
**Dodel-Port** 123.  
**Dohrn** 136.  
Dominanten 587.  
**Doncaster** 56.  
*Draba*. 169, 393, 432  
**Dräger** 170.  
**Dreyer** 2, 40.  
**Driesch** 2, 194, 340, 555, 560, 562, 576,  
  588 ff.  
*Drosophila* 75 (Fig.), 325.  
**Du Bois Reymond** 182.  
**Dufour** 540.  
Dustorganc 281.  
Durchschnitt am besten organisiert 193.  
**Dybowski** 304, 552.  
*Dytiscus* 278, 348.  
  
**East** 581.  
*Echidna* 93.  
**Eckstein** 128, 264.  
**Ehrenfels**, v. 129, 247.  
**Eimer** 2, 40, 167, 196, 203 ff., 326, 361,  
  379, 438, 504, 508 ff., 568.  
  eingewanderte Arten 251.  
Einheitlichkeit der Organisation 12.  
Einschüchterung 288.  
Eiszeit 47, 239, 252.  
Ektogenese 500 ff.  
Elch 209.  
Elektion 11, 50, 52, 235.  
Elementareigenschaft 4, 340, 342.  
*Elephas* 202.  
Elimination 11, 50.  
  Einteilung 228 ff., 235.  
  experimentell untersucht 184 ff.  
Eliminationsgebiet 268.  
Eliminationswert 111.  
**Emery** 40, 51, 360, 378 ff., 438, 485,  
  514.  
**Empedokles** 9, 34.  
**Engelmann** 563.  
Entelechie 585.  
Enten 291, 309, 315 (Fig.), 323.  
Entwickelungshemmung 310.  
Ephemeriden 122.  
Erbsfaktoren s. Faktoren.  
Erklärung, naturwissenschaftliche 33.  
Erlösen der Vererbung 369 ff.  
Erregungsorgane 279, 288 ff.  
**Escherich** 162, 541.  
Eulamarekismus 594.  
Eunuchen 310 ff.  
Eunuchoid 311..  
*Eurycorypha* 208.

Experimente über Elimination 184 ff.  
über geschlechtliche Zuchtwahl 295.  
extensive Wirkung des Kampfes ums Da-  
sein 551.  
Extralkampf 236.  
exzessive Organe 146, 515 ff.

Faktoren der Vererbung 71 ff., 135, 149,  
355, 356, 373, 402, 439, s. auch Deter-  
minanten.

Fallschirmtiere 134.

Familienauslese 60 ff.

Farben

als sek. Geschlechtscharaktere 279  
biologische 307.  
des Bodens 473 ff.  
konstitutionelle 307.  
optische 301.  
zum Erkennen 329.  
zum Schutz 329.  
zum Warnen 329

Farbenphotographie 203, 603.

Fasan 282, 290.

Fechner 558.

Fehlmann 568

Ficrasfer 597

Filaria 553.

Fischer 38, 125, 167, 206, 438, 453 ff.,  
462 ff.

Fleischmanu 2, 33, 179.

Fluktuation s. Variation.

Focke 394.

Forficula 114, 115 (Fig.), 498

Formenketten 520

Formol 147.

France 267, 438, 507, 576, 588.

Franz 21, 39, 155.

Frech 238.

Frequenzzahlen 497.

Friese 515.

Fritfliege 124

Frostspanner 278, 332, 366 (Fig.).

Fruchtbarkeit

bei Bastarden 535.  
bei geogr. Rassen 526.  
bei Kulturrassen 56.  
Variationen 127 ff.

Fruwirth 51, 60, 61, 63, 69, 124.  
Fuchs 38.  
funktionelle Anpassung 340 ff.  
Funktionslamarekismus 591 ff.  
Funktionswechsel 136.

Gaidukov 563.

Gallardo 315.

Gallen 506

Galton 10, 79, 386, 438, 456.

Gammariden 304, 421, 548.

Gates 406 ff.

Gebhardt 350.

Gebrauch 20, 141, 340 ff., 596 ff.

Geburtenüberschuß 9, 437, 550.

Gedächtnis 458 ff.

Geddes-Thomson 305, 326.

Gefühl, inneres 593.

Generationswechsel 161

Generatuttheorie 455.

Gentiana 270, 607.

geologische Zeiträume 3.

Genninalselektion 274, 364, 374—384.

Gesang der Vogel 276, 280, 305.

geschlechtliche Zuchtwahl 284—307.

Geschlechtscharaktere 275 ff.

Geschmack 302.

gesellschaftliches Entstehen 420 ff., 548.

Gewohnung 150.

Giard 523.

Giardina-scher Ring 348.

Giraffe 209.

Gleichgewicht 265

Goebel 44.

Goette 2, 37, 95, 161, 255, 438, 530.

Goldfische 169.

Goldschmidt 413.

Gott 576.

Grober 341.

Gromalicki 562

Groos 288, 300.

Groß 395.

Grosz 311.

Gryllotalpa 218 (Fig.).

Gryllus 321.

Guanaco 259

Günther 151, 219, 287, 288, 302, 379, 438.

- Günthert 348.  
Gulick 129, 142, 227, 233, 271 ff., 302,  
502, 523 ff., 606, 607.  
Guthrie 457.  
Gynäkomast 318 (Fig.).  
Gynandromorphismus 319, 320 (Fig.).
- Haacke 2, 257, 361, 438, 504, 514.  
Haase 327.  
Habitusmutationen 425 ff.  
*Hadena* 538.  
Haeckel 34, 211, 224, 337, 438, 456,  
503, 549, 554, 555.  
Häcker 99, 452, 483.  
Hagenbeck 117.  
Hagens, v. 541.  
Hagmann 524, 530.  
Hahnenfedrigkeit 315, 316 (Fig.).  
Halmatogenesis 167.  
Hamann 84, 507.  
Hancock 281.  
Hansemann, v. 181.  
Hansey 354.  
Hardy 144, 521.  
Harms 457.  
Harris 183, 187.  
Hartmann, v. 40, 48, 84, 129, 151,  
196, 379, 576, 585, 589.  
Hatscheck 438, 455 ff.  
Hawaiische Inseln 250.  
Headley 514, 525.  
Hegar 311, 322.  
Heincke 256, 262, 514, 529.  
Heinroth 118, 291.  
St. Helena 244.  
Helium 4.  
*Helix* 104, 114, 124, 341, 429, 606.  
Hemmungsbildung 174, 565.  
Henslow 40, 514, 568.  
*Hepialus* 282, 294.  
Herbst 131.  
Hering 262, 263, 529.  
Hering 456, 458.  
Hertwig 438, 443, 445, 456, 603.  
Hess 279.  
heterogene Zeugung 90, 151, 158 ff.  
Heymons 19, 168.
- Hilfe, gegenseitige 117, 240, 266.  
Hilfstheorien der Zuchtwahllehre 275 ff.  
Hilgendorf 158, 201.  
Hilzheimer 362.  
Hirschgeweih 30, 278, 309 ff.  
Histonelektion 274, 337 ff.  
Hofer 130, 568.  
Hofmeister 151.  
Höhe der Organisation 39.  
Höhlentiere 366, 367.  
Holliday 162.  
Holmes 213, 393, 558.  
Holtermann 569.  
Homogamie 536.  
Homosexualität 305.  
homozygot 448.  
Honing 125.  
Hörner der Wiederkäuer, Rhinocerosse 30.  
Houssay 523, 567.  
Huber 109.  
Huſe 14, 15 (Fig.).  
Hühner 52, 53 (Fig.), 131, 281, 282, 518,  
519 (Fig.).  
Hutton 235, 291, 510, 530, 532, 606.  
*Hyalodaphnia* 77 (Fig.), 78, 391 (Fig.).  
Hyatt 212, 437.  
*Hybernia* 366 (Fig.).  
Hybridmutation 497.  
*Hydatina* 345.  
*Hydra* 348, 529.  
Hypophyse 311.
- Jacobi 138.  
Jaeger 43, 222, 225, 279, 284, 290, 326,  
333.  
Jaekel 2, 167, 437, 502, 512, 598.  
Jameson 256.  
Japha 116.  
*Ibis* 153 (Fig.), 154, 292.  
*Ichthyonema* 553.  
Idiomutation 497.  
Jennings 69, 70, 438, 443 ff., 539, 566.  
Jensen 38, 87, 156, 438, 507, 520, 558,  
608.  
Jhering, v. 2, 215.  
*Inachus* 316, 317 (Fig.).  
indifferente Merkmale 4, 47, 87, 88, 283.

- Individualauslese 60ff.  
Induktion 450.  
Instinkt 16.  
nicht gleich vererbte Erfahrungen 19.  
Intensitätsfaktoren 200.  
Interspezial-(Intervarietal-)Kampf 228, 242  
bis 257.  
Intralkampf 337.  
Intraselektion 337.  
Intraspezialkampf 229, 257—263.  
Involution 370.  
**Johannsen** 46, 60, 65, 69, 104, 157,  
432, 438.  
**Johnson** 267.  
**Jordan** 536, 541, 546ff.  
Isolationsmittel 437; 524ff.  
Isolierung  
durch Selektion 69.  
geographische 524.  
selektive 526.  
auf demselben Wohngebiet 526ff.  
ökologische 527ff.  
biologische 527ff.  
sexuelle 531.
- Kanguruh 356 (Fig.), 367.  
**Kallima** 25 (Fig.), 203ff., 205 (Fig.), 207  
(Fig.).  
**Kammerer** 147ff., 341, 441, 457, 478ff.,  
565.  
Kampf der Teile 337—351, 375.  
Kampsorgane der Männchen 285ff.  
Kampf ums Dasein 9, 224.  
erhält den Durchschnitt 95.  
Formen 224ff., 270ff.  
soll nicht zuchten 255.  
Gleichzeitigkeit der verschiedenen For-  
men 263.  
Intensität der verschiedenen Formen 265.  
zwischen den Männchen 285ff.  
dreifache Wirkung 549ff.  
**Kanarien** 52, 54 (Fig.), 55, 171.  
**Karsten** 127.  
**Kapitze** 421, 548.  
**Kassowitz** 2, 49, 109, 123, 255, 274,  
361, 379, 438.  
**Kastration** 309—324.
- katastrophale Elimination 229ff.  
**Katze** 173, 373.  
**Kellogg** 112.  
**Kennel** 173, 332, 333, 334, 368, 373,  
485.  
**Kerguelen** 364.  
**Kersten** 510, 590.  
**Kieferspinner** 264.  
**Kirchner** 222.  
**Klapperschlange** 30 (Fig.), 31.  
**Klebs** 33, 44, 394, 457, 506, 582.  
**Klee** 124.  
**Knatz** 334.  
**Knochenbruch** 350.  
**Knoehenspongiosa** 3, 14 (Fig.), 339 (Fig.),  
349.  
**Knauth** 126.  
**Koaptionsproblem** 209, 487ff.  
**Kofoid** 549.  
**Kolibri** 303.  
**Kölliker** 2, 32, 90, 109, 151, 158ff., 196,  
438, 506.  
**König** 537.  
**Koken** 549.  
**Koltan** 587.  
Kombinationsmutation 497.  
Konkurrenzkampf 242.  
konservative Wirkung des Kampfes ums  
Dasein 552.  
**Konstanz** 79, 81, 81ff.  
**Konstitution** 518.  
Konstitution der Geschlechter 325—333.  
Konstitutionalkampf 123, 228, 236—241.  
Konvarianzen 499.  
Konvergenz 199.  
Koordination 210, 213.  
Kopulationsapparat 540.  
Kormalselektion 274.  
Korrelation 132ff., 283, 308—324, 520.  
**Korschelt** 560, 582.  
**Korschinsky** 2, 84, 88, 169, 394, 502.  
**Kosmopoliten** 549.  
**Kowalevsky** 581.  
Kraftüberschuß der Männchen 329ff.  
**Krakatau** 254.  
**Kramer** 290, 326.  
**Kranichsfeld** 521.

- Krašan 37.  
Kreuzungssterilität 523, 543.  
Kreuzungsunmöglichkeit 540.  
Krisen 259, 262, 267.  
Kristallregeneration 582.  
Krönig 194.  
Kropotkin 117, 240, 266.  
Kuckuck 166.  
Kühn 78, 161.
- Lacerta* 138, 298, 480.  
**Lamarck**, Lamarckianer, Lamarckismus 6, 8, 10, 143, 211—220, 324, 328, 354, 365—369, 386, 437, 487 ff., 561 ff., 591—600, s. auch Vererbung ererbener Eigenschaften.  
Lamarcks Gesetz der Stufenfolge 501, 591.  
**Lameere** 302, 331.  
Lamellikornier 31, 280, 286 ff.  
**Lang** 66, 104, 341, 395, 429, 438, 536.  
*Lasiocampa* 128.  
Leberegel 230 (Fig.).  
*Leptinotarsa* 8, 120, 191 ff., 427 ff., 465 ff., 466 (Fig.), 538 ff., 542.  
*Lepus* 249, 529, 539.  
*Linnaea* 155.  
**Linden**, v. 514.  
Linie, reine 69, 448.  
**Linton** 393.  
*Liparis* s. *Oenoria*.  
*Littorina* 251.  
**Lloyd Morgan** 111, 142, 182, 235, 290, 360, 514, 536, 568.  
**Lönnberg** 249, 529.  
**Lotsy** 7, 12, 86, 394, 403, 438.  
*Lucanus* 286.  
**Lutz** 71, 75, 414.  
*Lycæna* 282.  
*Lyda* 139 (Fig.), 140.  
*Lytrum* 535.
- Machetes* 278, 291, 305.  
**Maciesza** 448.  
Madeira 364.  
**Magnus-Levy** 113.  
Maikäfer 259, 277.
- Malaria 126, 128.  
**Malthus** 259.  
Mangrove 569.  
Männeropfer 333.  
*Mantis* 184.  
**Martini** 345.  
Massenauslese 60 ff.  
Massenvernichtung 229.  
**Matschie** 256.  
Mauchamp-Schafe 169.  
**Mayer** 295.  
**McDougal** 393 ff., 431 ff.  
Mechanismus 500, 577 ff.  
Mechanolamarckismus 591.  
Meerschweinchen 71, 72 (Fig.).  
Meerschweinchenepilepsie 448.  
*Megalura* 204 (Fig.), 205.  
**Mehnert** 346, 369.  
**Meisenheimer** 309 ff., 320 ff.  
*Melolontha* 277.  
Mendelsche Vererbung 5, 67, 175, 358, 406, 422, 454.  
Metakinese 167.  
Metamorphose 163.  
**Metcalf** 285.  
**Metschnikoff** 348.  
**Michaelsen** 250.  
Milben 348.  
Milchdrüsen 146.  
**Mimikry** 24, 25 (Fig.), 118, 202, 208, 327.  
Mittelrasse 419.  
**Mivart** 2, 109 ff.  
**Möbius** 300.  
Modifikation s. Somation.  
**Moll** 393.  
*Monodon* 346.  
**Montgomery** 277, 298, 327.  
**Morgan** 302, 306, 394, 438, 473, 559, 568, 582.  
**Mrazek** 176, 177.  
**Müller de la Fuente** 378, 382, 450.  
*Mus* 249, 256.  
Mutation 10, 65, 156 ff., 436 ff.  
Mutationskreuzungen 406 ff.  
Mutationstheorie 306, 384—436.  
Verhältnis von **de Vries** zu **Darwin** 384—393.

Mutationstheorie

- Bewertung der Theorie 393—396.  
Die *Oenothera*-Kulturen 396—403  
Die Gesetze des Mutierens 403—406.  
*Oenothera*-Kreuzungen 406—414.  
Natur der *O. lamarckiana* 414—420.  
Bedeutung der *Oenothera*-Mutabilität  
420—426.  
Vieldeutigkeit des Wortes Mutation  
426—430.  
Gliederung des Artbegriffs 431.  
Zusammenfassung 432—436.  
*Mycetophaga* 141, 367.

- Nägeli, C. v. z., 32, 40, 49, 84 ff., 109, 125,  
194, 209, 221, 420, 501, 548, 555, 568.  
Nahrungsmangel 259, 268  
Narwal 346.  
Nashornvogel 31.  
Neocracher 122.  
Neodarwinismus 10, 211—220, 354—364,  
386, 438.  
Neolamarckismus 594.  
Neomutation 497.  
Neotanie 90, 163.  
Neumann 158, 427, 514.  
Niata-Rind 103, 173 (Fig.).  
Nichtgebrauch 365.  
Nilsson-Ehle 136, 149.  
Heribert Nilsson 384, 404 ff.  
Noorduijn 171.  
Nothnagel 19, 595.  
Nußbaum 94, 168, 309, 591.  
Nutzen schwierig zu beurteilen 113 ff.  
Nutzen kleiner Variationen 117 ff.

- Ocneria* (*Liparis*, *Limantria*) 319—322  
(Fig.), 528, 547, 559  
*Oceanthus* 281  
Ökologie 554.  
Ökonomie der Ernährung 367.  
*Oenothera* 123, 156, 384—436.  
Ökogenese 554.  
Ökologismus 554.  
  ökologistisch 34  
Onanie 305  
Ontogenie 344, 492.

Oppel 350.

- Organisationsmerkmale 84 ff.  
Originalreiz 449.  
*Ornithoptera* 293.  
*Ornithorhynchus* 93, 145.  
Orthevolution 507 ff.  
Orthogenese 145 ff., 205, 377, 504, 507 ff.  
Orthoselektion 507 ff., 552.  
Ortmann 51.  
Osborn 108, 142, 212, 246, 263, 437,  
514, 568.  
Ostwald 38.  
Oszillarien 563.  
oszillierender Kampf 245, 247  
*Otus* 280.  
Oudemans 319.  
Owen 2.  
  
*Pagurus* 216, 367, 560.  
Palaontologie 158, 520.  
Pallas 58.  
Palmer 244.  
Pangenesis, 6, 374, 385.  
Panmixie 351—374.  
*Papilio* 164, 165 (Fig.), 257, 327, 541, 546.  
*Paracatatum* 70 (Fig., 443, 444 (Fig.),  
446 (Fig., 539, 590.  
*Parra* 28 (Fig.), 29.  
Pauly 2, 3, 448, 507, 576, 588 ff.  
Paussiden 155.  
Pearl 127, 185.  
Pearson 129, 184, 232, 247, 326, 552.  
Peckham 296 ff., 330.  
Pedigree-Auslese 61 ff.  
*Pentatoma* 230, 254.  
Perez 321, 541.  
Perigenesis 456.  
Perruckengeweih 309, 323.  
Personalelimination 235 ff., 274.  
Peter 350.  
Petersen 538, 541, 547.  
Petzold 590.  
Pfeffer 2, 49, 51, 95, 226, 232 ff., 248 ff.,  
347.  
Pferdefuß 23, 356 (Fig.), 367.  
Pfirsich 491.  
Pflüger 35, 542.

- Krašan** 37.  
Kreuzungssterilität 523, 543.  
Kreuzungsunmöglichkeit 540.  
Krisen 259, 262, 267.  
Kristallregeneration 582.  
**Krönig** 194.  
**Kropotkin** 117, 240, 266.  
Kuckuck 166.  
**Kühn** 78, 161.
- Lacerta* 138, 298, 480.  
**Lamarek**, Lamarckianer, Lamarckismus  
6, 8, 10, 143, 211—220, 324, 328, 354,  
365—369, 386, 437, 487 ff., 561 ff.,  
591—600, s. auch Vererbung ererbener  
Eigenschaften.  
**Lamarcks** Gesetz der Stufenfolge 501,  
591.  
**Lameere** 302, 331.  
Lamellikornier 31, 280, 286 ff.  
**Lang** 66, 104, 341, 395, 429, 438, 536.  
*Lasiocampa* 128.  
Leberegel 230 (Fig.).  
*Leptinotarsa* 8, 120, 191 ff., 427 ff., 465 ff.,  
466 (Fig.), 538 ff., 542.  
*Lepus* 249, 529, 539.  
*Limnaea* 155.  
**Linden**, v. 514.  
Linie, reine 69, 448.  
**Linton** 393.  
*Liparis* s. *Ocneria*.  
*Littorina* 251.  
**Lloyd Morgan** 111, 142, 182, 235,  
290, 360, 514, 536, 568.  
**Lönnberg** 249, 529.  
**Lotsy** 7, 12, 86, 394, 403, 438.  
*Lucanus* 286.  
**Lutz** 71, 75, 414.  
*Lycaena* 282.  
*Lyda* 139 (Fig.), 140.  
*Lytrum* 535.
- Machetes* 278, 291, 305.  
**Maciesza** 448.  
Madeira 364.  
**Magnus-Levy** 113.  
Maikäfer 259, 277.
- Malaria 126, 128.  
**Malthus** 259.  
Mangrove 569.  
Männeropfer 333.  
*Mantis* 184.  
**Martini** 345.  
Massenauslese 60 ff.  
Massenvernichtung 229.  
**Matschie** 256.  
Mauchamp-Schafe 169.  
**Mayer** 295.  
**McDongal** 393 ff., 431 ff.  
Mechanismus 500, 577 ff.  
Mechanolamarkismus 591.  
Meerschweinchen 71, 72 (Fig.).  
Meerschweinchenepilepsie 448.  
*Migahira* 204 (Fig.), 205.  
**Mehnert** 346, 369.  
**Meisenheimer** 309 ff., 320 ff.  
*Melolontha* 277.  
Mendelsche Vererbung 5, 67, 175, 358,  
406, 422, 454.  
Metakinese 167.  
Metamorphose 163.  
**Metcalf** 285.  
**Metschnikoff** 348.  
**Michaelsen** 250.  
Milben 348.  
Milchdrüsen 146.  
Mimikry 24, 25 (Fig.), 118, 202, 208, 327.  
Mittelrasse 419.  
**Mivart** 2, 109 ff.  
**Möbius** 300.  
Modifikation s. Somation.  
**Moll** 393.  
*Monodon* 346.  
**Montgomery** 277, 298, 327.  
**Morgan** 302, 306, 394, 438, 473, 559,  
568, 582.  
**Mrazek** 176, 177.  
**Müller de la Fuente** 378, 382, 450.  
*Mus* 249, 256.  
Mutation 10, 65, 156 ff., 436 ff.  
Mutationskreuzungen 406 ff.  
Mutationstheorie 306, 384—436.  
Verhältnis von **de Vries** zu **Darwin**  
384—393.

Mutationstheorie

- Bewertung der Theorie 393—396.  
Die *Oenothera*-Kulturen 396—403.  
Die Gesetze des Mutierens 403—406.  
*Oenothera*-Kreuzungen 406—414.  
Natur der *O. lamarckiana* 414—420.  
Bedeutung der *Oenothera*-Mutabilität  
420—426.  
Vieldeutigkeit des Wortes Mutation  
426—430.  
Gliederung des Artbegriffs 431.  
Zusammenfassung 432—436.

*Myrmecophaga* 141, 367.

- Nügeli, C. v. 2, 32, 40, 49, 84 ff., 109, 125,  
194, 209, 221, 420, 501, 548, 555, 568.  
Nahrungsmangel 259, 268  
Narwal 346.  
Nashornvogel 31.  
Neeracher 122  
Neodarwinismus 10, 211—220, 354—364,  
386, 438.  
Neolamarekismus 594.  
Neomutation 497.  
Neotanie 90, 163.  
Neumayr 158, 427, 514.  
Niata-Rind 103, 173 (Fig.).  
Nichtgebrauch 365  
Nilsson-Ehle 136, 149.  
Heribert Nilsson 384, 404 ff.  
Noorduijn 171.  
Nothnagel 19, 595.  
Nußbaum 94, 168, 309, 591.  
Nutzen schwierig zu beurteilen 113 ff.  
Nutzen kleiner Variationen 117 ff.

- Onceria* (*Liparis*, *Limantria*) 319—322  
(Fig.), 528, 547, 559  
*Oecanthus* 281.  
Okologie 554.  
Okonomie der Ernährung 367.  
*Oenothera* 125, 156, 384—436.  
Oikogenese 554.  
Oikologismus 554.  
    oikologistisch 34.  
Onanie 305  
Ontogenie 344, 492.

Oppel 350.

- Organisationsmerkmale 84 ff.  
Originalreiz 449.  
*Ornithoptera* 293  
*Ornithorhynchus* 93, 145.  
Orthevolution 507 ff.  
Orthogenese 145 ff., 205, 377, 504, 507 ff.  
Orthoselektion 507 ff., 552.  
Ortmann 51.  
Osborn 108, 142, 212, 246, 263, 437,  
514, 568.  
Ostwald 38.  
Oszillarien 563.  
oszillierender Kampf 245, 247  
*Ons* 280.  
Ondemans 319.  
Owen 2
- Pagurus* 216, 367, 560.  
Paläontologie 158, 520.  
Pallas 58.  
Palmer 244.  
Pangenesis, 6, 374, 385.  
Panmixie 351—374.  
*Papilio* 164, 165 (Fig.), 257, 327, 541, 546.  
*Paramoicum* 70 (Fig.), 443, 444 (Fig.),  
446 (Fig.), 539, 590.  
*Parva* 28 (Fig.), 29.  
Panly 2, 3, 448, 507, 576, 588 ff.  
Paussiden 155.  
Pearl 127, 185.  
Pearson 129, 184, 232, 247, 326, 552.  
Peckham 296 ff., 339.  
Pedigree-Auslese 61 ff.  
*Pentatomidae* 230, 254.  
Perez 321, 541.  
Perigenesis 456.  
Perruckengewich 309, 323.  
Personalelimination 235 ff., 274.  
Peter 370.  
Petersen 538, 541, 547.  
Petzold 590.  
Pfeffer 2, 49, 51, 95, 226, 232 ff., 248 ff.,  
347.  
Pferdefuß 23, 356 (Fig.), 367.  
Pfirsich 491  
Pflüger 35, 542

- Phänotypus 66.  
*Philosamia* 186.  
Phosphorfütterung 350.  
*Phyllopteryx* 208.  
*Phylloxera* 126.  
Phylogenie 502.  
**Pictet** 130, 457, 527.  
**Piepers** 208, 327, 514.  
*Pinus cembra* 252.  
*Pipa* 278.  
*Planaria* 176, 177 (Fig.), 249.  
Planktonanpassungen 99, 127.  
*Planorbis* 158, 159 (Fig.), 201, 520, 548.  
**Plate** 58, 153, 306, 431, 455, 502, 575.  
**Platt Ball** 181, 360.  
Plazenta 515.  
Pleuronectiden 481, 482 (Fig.).  
**Plötz** 184, 232, 236.  
Pluralvariation 520 ff.  
**Poll** 276, 314, 323.  
Polydaktylie 172 (Fig.).  
Polyhybride 446  
  *Oenothera* 415.  
  *Leptinotarsa* 417.  
Polymorphismus 161, 164, 418 ff.  
Polyphyletisehe Abstammung 58.  
Polypomedusen 161.  
Population 60, 64, 65, 66 (Fig.), 104.  
**Potonie** 86.  
**Poulton** 185, 202, 292, 331, 332, 438, 563.  
Präponderanz 326.  
preferential mating 536.  
**du Prel** 608.  
**Preyer** 567.  
primäre Zweckmäßigkeit 557 ff.  
  » Lebenseigenschaften 561.  
*Primula* 489.  
**Pritchard** 259.  
**Prochnow** 588.  
Proportionalgesetz 556.  
prospektive Bedeutung des Kampfes ums Dasein 46, 552.  
*Proteles* 357 (Fig.), 485.  
*Proterandrie* 260.  
*Proteus* 147—149 (Fig.), 370, 449, 478, 531.  
*Prunus* 389 (Fig.).  
**Przibram** 216, 441, 480, 583.  
Pseudovitalismus 589.  
**Psyche** 34, 140, 559.  
Psyeholamarekismus 592 ff.  
Psychovitalismus 577.  
Pubertätsdrüsen 312.  
**Quetelets Gesetz** 104.  
**Rabl** 456.  
Radies 55.  
**Rádl** 576.  
*Rana* 528 ff., 542.  
Rassegefühl 527, 536 ff.  
Ratten 73 (Fig.), 74 (Fig.), 441.  
**Ray Lankester** 360, 606.  
recognition marks 279.  
Reflexe 3, 16.  
**Regen** 320.  
Regeneration 19, 559, 562.  
Regenwürmer 250.  
Regressionsgesetz 79, 83, 104.  
Regulationen 20, 583.  
Reichenau 286, 292, 331.  
**Reinke** 49, 51, 109, 195, 435, 576, 584, 585, 587.  
Reinzucht 50, 52.  
**Reischeck** 258.  
Reizleitung 441, 455.  
Reizwirkung 145, 503.  
**Reuter** 348.  
Reziproke Organe 281.  
*Rhacophorus* 138.  
**Ribbert** 109.  
Riesenhirsch 210, 516.  
**Rignano** 382, 455, 458.  
**Rikli** 252.  
**Rolph** 266.  
**Romanes** 43, 47, 111, 351 ff., 358 ff., 448, 532, 536, 568, 607.  
**Rörig** 308.  
**Röse** 133.  
**Rosa** 109, 514, 520.  
**Rosen** 548.  
**Roux** 20, 43, 44, 337 ff., 375, 438, 554 ff., 567, 582, 603.

- Rube 55.  
Rückbildung Reize 354 ff.  
Rückbildung 351—374.  
Ruckschlag, s. Atavismus.  
Rudimentare Organe 283, 351—374, 484 ff.  
Rudimentation 360 ff.  
Ruthven 515.  
Ryder 212.
- Saccharomyces 354.  
Saisonvariationen 202, 270.  
*Salamandra* 341, 348, 448, 472—477 (Fig.),  
565  
Salmoniden 130.  
Sandwiedhinseln 525.  
Sarasin 46, 437.  
Sars 421, 548.  
Saugfische 138.  
Saunders 135.  
Schaeffer 590.  
Schallmayer 274, 438.  
Schauinsland 129, 250.  
Schiemenz 568.  
Schilddruse 13, 113.  
Schilde 293.  
Schillersfalter 301.  
*Schimkewitsch* 174, 395.  
Schimper 566.  
Schlafbewegung 486.  
Schimankewitsch 167.  
Schmuckfarben 276, 328, 329, 333.  
Schnecken 114, 201, 536.  
Schneider 2, 108, 179, 300, 576, 594.  
Schopenhauer 34.  
Schouten 407.  
Schröder 258, 395, 467.  
Schübler 570.  
Schultz 346.  
Schwachrasse 419.  
Schwalbe 326.  
Schwein-Russelknochen 23, 24 (Fig.).  
Schwendener 568, 603.  
Scott 158, 427, 514, 520.  
Seelonen 298.  
Seitz 293.  
Sekretion, innere 13, 113, 308 ff.  
Selbstanpassung 592.
- Selbstgestaltung 338.  
Selbstregulation 559.  
selective association 536.  
Selektion  
Amical-Selektion 51, 236.  
Aufhören der Selektion 351 ff.  
Begriff 10.  
bei *Chrysanthemum* 76.  
bei *Drosophila* 75.  
bei *Hyalodaphnia* 77.  
bei Meerschweinchen, Ratten 71 ff.  
bei Paramecien 70.  
dezimierende 552.  
dotationelle 257, 261.  
erklärt nicht den Ursprung der Arten  
47, 88.  
fehlt bei anorganischen Körpern 38, 608.  
sekundative 129, 247.  
germinale 274.  
geslechtlche 10, 275 ff., 284—307.  
gleichzeitig bei mehreren Merkmalen  
606  
Grenzen der — 69, 609.  
histonale 274.  
— Isolation 64.  
koenzidierende 143.  
Konstitutionelle 237.  
kormale 274.  
kunstliche 9, 49 ff.  
mechanische 540.  
Methoden der Selektion 60 ff., 61 (Fig.).  
von Somationen 60.  
natürliche 9, 49 ff., 228.  
negative 11.  
ohne Erfolg 69, 78, 101 ff., 231.  
organische 142 ff., 337.  
periodische 552.  
personale 235 ff., 274.  
physiologische 532.  
positive 11.  
psychische 536.  
reproduktive 129, 247.  
sexuelle, s. geschlechtliche.  
Steigerung durch 64, 65.  
umgekehrte 364.  
unbedeutender Variationen 109 ff., 117 ff.  
unbewußte 49, 51.

Selektion

Vergleich von künstlicher und natürlicher 49 ff., 82.  
von Fluktuationen 101 ff.  
von Mutationen 101 ff.

Selektionswert 111, 117, 261  
durch verschiedene Mittel erreichbar 200 ff.  
erreicht durch Hilfsprinzipien 132 ff.  
nicht genau festzustellen 180.  
plötzlich entstanden 138.

**Sellheim** 311.

**Selous** 291.

*Semnopithecus* 280, 516.

**Semon** 438 ff., 458 ff., 486.

*Sempervivum* 447.

sensible Periode 465 ff.

Simultanreiz 441 ff., 483.

single variations 103, 106.

Singularvariation 520 ff.

Situationsvorteile 229.

**Skertchly** 293.

*Smerinthus* 115, 116 (Fig.), 538.

**Smith** 313, 530.

**Smolian** 198.

Solifugen 19.

**Solms-Laubach** 394.

Somation, s. Variation.

Specht 23, 24 (Fig.), 489 (Fig.).

**Spencer** 35, 40, 109, 143, 181, 209 ff., 227, 352, 361, 438.

**Spengel** 438, 554 ff., 570.

Sperling 184, 269.

sports 103, 106, 174, 498.

**Sprengel** 575.

prungartige Entstehung von Anpassungen 89 ff.

Sprung-Evolution 90, 151.

Sprung-Variation, s. Variationen.

**Spuler** 379, 501.

Stammbaum-Auslese 61 ff.

**Standfuß** 56, 115, 167, 395, 461 ff., 526 ff., 537, 541.

**Steche** 322.

Steigerung durch Selektion 65.  
bei Orthogenese 145 ff.  
durch gleichsinnige Erbfaktoren 149.

**Steinach** 308, 312.

**Steinmann** 2, 33, 177.

**Stolzmann** 303, 334.

**Stomps** 415 ff.

**Strasburger** 438.

*Stringops* 258.

**Strodtmann** 127.

**Strohl** 541.

**Strutt** 4.

Stufensfolge 501.

*Styloynchia* 443, 445 (Fig.).

**Summer** 441, 480.

Survival of the fittest 227.

**Svalöf** 67, 80.

Symmetrie 560.

*Syrrhaptes* 31.

**Tandler** 311.

Tanganyikasee 421, 548.

Tänze von Spinnen 296.

*Tapirus* 201.

Tastempfindlichkeit 181.

**Tayler** 143.

Teleologie 9, 579.

Temperaturexperimente 355, 461—468.

*Termes* 278.

Texastieber 126.

**Thienemann** 551.

Tiefseefische 98, 360, 517 ff. (Fig.), 550.

**Tietze** 38, 556, 590.

**Tornier** 341, 368, 438, 456, 582.

**Tower** 8, 120, 191 ff., 417 ff., 441, 461 ff., 542.

Tracheen 14, 15 (Fig.).

Transplantation 311 ff., 457, 477.

*Trigla* 136, 137 (Fig.).

Triplehybrids 414.

*Triton* 278, 309, 313, 314 (Fig.), 342 (Fig.), 562, 582.

Trochlearis-Muskel 93 (Fig.).

trophische Reizbarkeit 342 ff.

Tropismen 566.

Tuberkulose 125.

Turbellarien, polypharyngeale 177 (Fig.).

*Turnix* 279, 328.

twinhybrids 413.

Unfruchtbarkeit 56  
Unzweckmäßigkeit 52, 560, 580ff.  
*Uria* 537.

*Vallisneria* 91, 92 (Fig.), 140.  
*Vanessa* 185, 355 (Fig.), 463 ff.  
Variabilität  
ebenso wichtig als Zuchtwahl 43.  
erhöht durch Panmixie 363.  
größer bei Kulturformen 55.  
Grundlage der Selektion 110.  
progressiv reduziert 520.  
simultane korrelative 212.  
Übersicht der Variationen 497.

Variationen  
analoge 446, 514.  
bestimmte 7, 102.  
blastogene (= Mutation) 10, 11, 65,  
156ff., 426ff., 439  
Breite der — 365ff.  
degressive 499.  
der Fruchtbarkeit 127.  
diskontinuierliche 151ff., 497.  
erbliche 7, 11, 391.  
fazielle 499  
Fehlen derselben 79.  
fluktuirende 7, 66, 101ff., 386ff.  
bei Darwin 388  
bei de Vries 389 (Fig.).  
geographische 499  
gleichsinnige (adaquate) 440  
individuelle 7, 102, 198, 388, 499.  
kontinuierliche 152, 497.  
lineare 104ff  
meristische 152.  
minimale 110, 157  
Modifikation = Somation.  
nach Plus oder Minus 104ff., 361  
pathologische 156, 176.  
Plural- 498, 520ff.  
progressive 172, 499.  
regressive 173, 499.  
richtungslose 103, 198, 499.  
Schriftvariationen 152  
»single variations« 103.  
Singular- 498, 520ff.

Variationen  
somatogene (= Somation) 10, 11, 65,  
78, 79, 390, 439, 497.  
spontane 7.  
Sprung-Variation 103, 151ff., 392ff., 497.  
stößartig 392.  
Übersicht 497.  
unbestimmte 7, 102, 198, 499.  
Ursprung 4, 40ff.  
Verhinderungsmöglichkeit 202.  
Verdrangung 248.  
Veredlungsauslese 63.  
Vererbung  
alternative (mendelsche) 5, 67, 175, 355  
406ff., 422, 454, 502.  
Begriff 438.  
Erbinbeiten, s. Faktoren.  
Konstant intermediäre 357.  
Nachwirkung 79.  
von Verletzungen 496.  
Vererbung erworbener Eigenschaften  
211—220, 351, 437—496  
Begriff 438ff.  
Experimente 461ff  
Temperatur- 461.  
Instinktänderungen 468  
Farbenänderungen 473.  
Nachweis 446ff.  
Phyletische Prozesse 471ff.  
Vererbungshypothese 453ff.  
Vorstellbarkeit 450ff.  
Zusammenfassung 493.  
Vererbungslamarckismus 592ff.  
Verhoeff 115.  
Verlustmutation 373, 448, 467.  
Vermehrungskoeffizient 248, 252.  
Vernierziffer 246.  
Vernichtungsziffer 246  
Vernon 536  
Vervollkommnungsprinzip 501.  
verwischender Einfluß der Kreuzung 521  
Vilmorin 55  
Virchow 35  
Vitalismus 10, 500, 576—596.  
Vitzianismus 52.  
Vogeler 14, 15 (Fig.).  
Vogt 34, 379.



Unfruchtbarkeit 56.  
Unzweckmaßigkeit 52, 560, 580ff.  
*Uria* 537.

*Vallisneria* 91, 92 (Fig.), 140.

*Vanessa* 185, 355 (Fig.), 463ff.

#### Variabilität

ebenso wichtig als Zuchtwahl 43.  
erhöht durch Panmixie 363.  
größer bei Kulturformen 55.  
Grundlage der Selektion 110.  
progressiv reduziert 520.  
simultane korrelative 212.  
Übersicht der Variationen 497.

#### Variationen

analoge 446, 514.  
bestimmte 7, 102.  
blastogene (= Mutation) 10, 11, 65,  
156ff., 426ff., 439  
Breite der — 565ff  
degressive 499  
der Fruchtbarkeit 127  
diskontinuierliche 151ff., 497.  
erbliche 7, 11, 391.  
fazielle 499  
Fehlen derselben 79.  
fluktuerende 7, 66, 101ff., 386ff.  
bei Darwin 388  
bei de Vries 389 (Fig.).  
geographische 499  
gleichsinnige (adaquate) 440.  
individuelle 7, 102, 198, 388, 499.  
kontinuierliche 152, 497.  
lineare 104ff  
meristische 152.  
minimale 110, 157  
Modifikation = Somation.  
nach Plus oder Minus 104ff., 361  
pathologische 156, 176.  
Plural- 498, 520ff.  
progressive 172, 499.  
regressive 173, 499.  
richtungslose 103, 198, 499.  
Schrittvariationen 152  
»single variations« 103.  
Singular- 498, 520ff.

Plate, Darwinsches Selektionsprinzip. 4 Aufl.

#### Variationen

somatogene (= Somation) 10, 11, 65,  
78, 79, 390, 439, 497.  
spontane 7.  
Sprung-Variation 103, 151ff., 392ff., 497.  
stößartig 392.  
Übersicht 497.  
unbestimmte 7, 102, 198, 499.  
Ursprung 4, 40ff.  
Verbesserungsmöglichkeit 202.  
Verdrängung 248.  
Veredelungsauslese 63.  
Vererbung  
alternative (mendelsche) 5, 67, 175, 358  
406ff., 422, 454, 502.  
Begriff 438.  
Erbeinheiten, s. Faktoren.  
konstant intermediaire 357.  
Nachwirkung 79.  
von Verletzungen 496.  
Vererbung erworbbener Eigenschaften  
211–220, 351, 437–496.  
Begriff 438ff.  
Experimente 461ff  
Temperatur- 461.  
Instinktänderungen 468  
Farbenänderungen 473.  
Nachweis 446ff.  
Phyletische Prozesse 471ff.  
Vererbungshypothese 453ff.  
Vorstellbarkeit 450ff.  
Zusammenfassung 493.  
Vererbungslamarckismus 592ff.  
Verhoeff 115.  
Verlustmutation 373, 448, 467.  
Vermehrungskoeffizient 248, 252.  
Vermehrungsziffer 246.  
Vernichtungsziffer 246.  
Vernon 536.  
Vervollkommenungsprinzip 501.  
verwischender Einfluß der Kreuzung 521  
Vilmorin 55  
Virchow 35  
Vitalismus 10, 500, 576–596.  
Vizianismus 52  
Vogelei 14, 15 (Fig.).  
Vogt 34, 379

- Selektion  
Vergleich von künstlicher und natürlicher 49 ff., 82.  
von Fluktuationen 101 ff.  
von Mutationen 101 ff.
- Selektionswert 111, 117, 261  
durch verschiedene Mittel erreichbar 200 ff.  
erreicht durch Hilfsprinzipien 132 ff.  
nicht genau festzustellen 180.  
plötzlich entstanden 138.
- Sellheim** 311.
- Selous** 291.
- Semnopithecus* 280, 516.
- Semon** 438 ff., 458 ff., 486.
- Sempervivum* 447.  
sensible Periode 465 ff.
- Simultanreiz 441 ff., 483.  
single variations 103, 106.
- Singularvariation 520 ff.
- Situationsvorteile 229.
- Skertchly** 293.
- Smerinthus* 115, 116 (Fig.), 538.
- Smith** 313, 530.
- Smolian** 198.
- Solifugen 19.
- Solms-Laubach** 394.
- Somatik, s. Variation.
- Specht 23, 24 (Fig.), 489 (Fig.).
- Spencer** 35, 40, 109, 143, 181, 209 ff., 227, 352, 361, 438.
- Spengel** 438, 554 ff., 570.
- Sperling 184, 269.
- sports 103, 106, 174, 498.
- Sprengel** 575.  
sprungartige Entstehung von Anpassungen 89 ff.
- Sprung-Evolution 90, 151.
- Sprung-Variation, s. Variationen.
- Spuler** 379, 501.
- Stammbaum-Auslese 61 ff.
- Standfuß** 56, 115, 167, 395, 461 ff., 526 ff., 537, 541.
- Steche** 322.  
Steigerung durch Selektion 65.  
bei Orthogenese 145 ff.  
durch gleichsinnige Erbfaktoren 149.
- Steinach** 308, 312.
- Steinmann** 2, 33, 177.
- Stolzmann** 303, 334.
- Stomps** 415 ff.
- Strasburger** 438.
- Stringops* 258.
- Strodtmann** 127.
- Strohl** 541.
- Strutt** 4.
- Stufenfolge 501.
- Stylemyschia* 443, 445 (Fig.).
- Simmer** 441, 480.
- Survival of the fittest 227.
- Svalöf** 67, 80.
- Symmetrie 560.
- Syrrhuptes* 31.
- Tandler** 311.
- Tanganyikasee 421, 548.
- Tänze von Spinnen 296.
- Tapirus* 201.
- Tastempfindlichkeit 181.
- Tayler** 143.
- Teleologie 9, 579.
- Temperaturexperimente 355, 461—468.
- Termites* 278.
- Texasfeier 126.
- Thienemann** 551.
- Tiefseefische 98, 360, 517 ff. (Fig.), 550.
- Tietze** 38, 556, 590.
- Tornier** 341, 368, 438, 456, 582.
- Tower** 8, 120, 191 ff., 417 ff., 441, 461 ff., 542.
- Tracheen 14, 15 (Fig.).
- Transplantation 311 ff., 457, 477.
- Trigla* 136, 137 (Fig.).
- Triplehybrids 414.
- Triton* 278, 309, 313, 314 (Fig.), 342 (Fig.), 562, 582.
- Trochlearis-Muskel 93 (Fig.).
- trophische Reizbarkeit 342 ff.
- Tropismen 566.
- Tuberkulose 125.
- Turbellarien, polypharyngeale 177 (Fig.).
- Turnix* 279, 328.
- twinhybrids 413.



- Voigt** 249.  
Voraussetzungen der Zuchtwahl 436 ff.  
**Vosseler** 208.  
**Vries, de** 3, 7, 41, 51, 55, 65, 67 ff.,  
77, 80, 101, 110, 124, 157, 211, 237,  
438.  
hat **Darwin** mißverstanden 105 ff.,  
389 ff.  
Mutationstheorie 384—436.
- Waagen** 437, 501.  
**Wagner** 514, 545, 576, 594.  
**Wagner, v.** 515.  
Wählen der ♀ 289 ff.  
Wal 16, 17 (Fig.), 28, 145, 151, 372.  
**Wallace** 10, 43, 181, 206, 244, 301,  
329 ff., 378, 438, 536, 543, 605.  
**Walther** 608.  
**Warming** 568.  
**Wasmann** 51, 80, 88, 155, 156, 162,  
197, 236, 435, 502, 575, 587.  
Wasserspinne 121 (Fig.).  
Wechselanpassung 209, 221.  
**Wegele** 19.  
**Weigert** 343.  
**Weismann** 10, 43, 142, 181, 203 ff.,  
211 ff., 246, 269, 282, 300, 337, 351 ff.,  
374—384, 438 ff., 450 ff., 514, 523, 543,  
546, 606, 612.  
**Welch** 562.  
**Weldon** 134, 187 ff., 191, 395.  
**Went** 33.  
Werbemittel, s. Erregungsorgane.  
**Werner** 208.  
**Wettstein, v.** 270, 448, 569 ff., 593.  
**Wheeler** 321.  
**White** 393.  
**Whitmann** 514.  
**Wiener** 203.  
**Wigand** 40, 49, 109, 151, 196, 209,  
222, 225, 255, 285, 304.  
**Wolff** 2, 22, 40, 44, 89, 229, 340, 342,  
350, 379, 438, 507, 550, 557, 562, 568,  
576, 582 ff., 606.  
**Woltereck** 77, 78, 120.
- Wunder** 575.  
**Wundt** 40.
- Zähne der Schnecken 30.  
    >    > Huftiere 114.  
**Zederbauer** 515.  
Zellularselektion 337.  
Zellverstand 588.  
Zentroepigenese 465.  
**Ziegler** 448, 494 ff.  
Zielstrebigkeit 560, 580.  
Zuchtwahl, s. Selektion.  
Zuckergehalt des Blutes 13.  
Zufall 194 ff., 588, 601.  
**zur Strassen** 587.  
Zweckmäßigkeit  
    aktive 23, 211.  
    als Forschungsproblem 36.  
arterhaltende 20.  
äußere 16, 337.  
Begriff 8.  
Erklärung durch **Darwin** 9, 600.  
    lamarckistische 591.  
    primäre 557 ff., 609.  
    theologische Erklärung 574.  
    vitalistische Erklärung 576.  
funktionelle 20, 564.  
innere 13, 337 ff.  
instinktive 16.  
kein Forschungsproblem 31 ff., 36, 37.  
korrelative 12.  
ontogenetische 21.  
passive 24, 215.  
permanente 23.  
reflexive 16.  
regelmäßige 22.  
regulatorische 19.  
sanative 19, 564.  
sporadische 22.  
toter Körper 38.  
vorübergehende 23.  
Zwergmännchen 326.  
Zwillingbastarde 413.  
zytoplasmatische Umstimmung 149, 440,  
470.

